

## **THESE DE DOCTORAT DE L'UNIVERSITE DE LA ROCHELLE**

Ecole doctorale Gay Lussac  
Spécialité Biologie de l'Environnement, des populations, Ecologie

Présentée par :

**Laurie THIERS**

Pour obtenir le grade de Docteur de l'Université de La Rochelle

### **UTILISATION DES PREDATEURS SUPERIEURS POUR DETERMINER LES ZONES D'IMPORTANCE POUR LA BIODIVERSITE : COMPARAISON DE DIFFERENTES METHODES DE MISE EN EVIDENCE DE « HOTSPOTS »**



Dirigée par **Henri Weimerskirch** et **Vincent Ridoux**

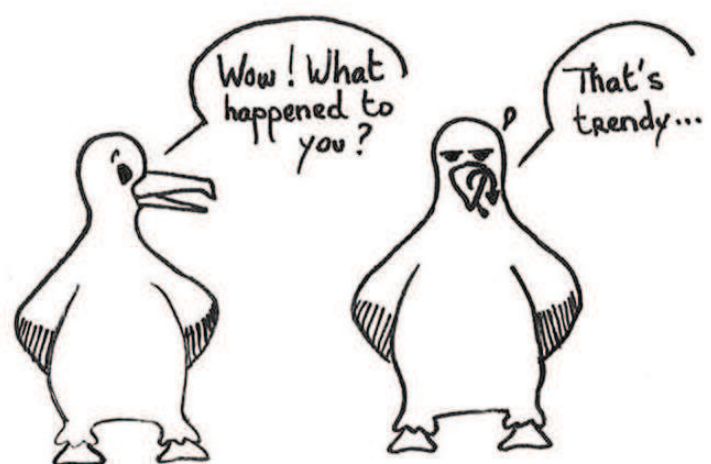
Soutenue le lundi 13 octobre 2014

Devant le jury composé de :

Prof. Philippe Koubbi .....	Rapporteur
Dr. Sophie Bertrand .....	Rapporteur
Dr. Yann Tremblay .....	Examineur
Dr. Pierrick Bocher .....	Examineur
Dr. Henri Weimerskirch .....	Directeur
Prof. Vincent Ridoux .....	Co-directeur
Dr. Maite Louzao Arsuaga .....	Invitée









# Remerciements

Tout d'abord, je tiens à remercier ma famille, et en particulier mes parents qui n'ont jamais douté de moi et m'ont soutenue dans tout ce que j'ai entrepris. Sans eux, tout cela n'aurait sans doute pas été possible ou tout du moins, ça n'aurait pas été aussi facile. Merci d'avoir compris ce que représentaient ces études pour moi, et de m'avoir toujours encouragée dans cette voie.

Je tiens ensuite à remonter un peu dans le temps pour remercier les premières personnes qui m'ont aidé à me faire une véritable idée de ce qu'était le travail de recherche : Gilles Radenac et Benoit Lebreton pour m'avoir donné l'occasion de réaliser mon premier stage et de prendre goût au travail de terrain comme au travail de labo, les pieds dans la vase et les mains dans le formol. Merci d'avoir éveillé mon intérêt scientifique grâce à ce premier stage, ingrat mais enrichissant. En second lieu, je remercie Pierrick Bocher pour avoir encadré mon premier stage « ornitho » en L3 et m'avoir ensuite aiguillé sur ce petit laboratoire perdu au fin fond des Deux-Sèvres. Je remercie alors Yves Cherel et Vincent Lecomte d'avoir répondu à ma candidature et de m'avoir proposé un stage de M1 avec un jeu de données exceptionnel et un encadrement attentif.

Un grand merci à Henri pour m'avoir fait confiance pendant mon M2 et m'avoir ensuite proposé cette thèse. La communication n'a pas toujours été facile, mais j'espère avoir corrigé ce travers durant les derniers mois de cette thèse et avoir été à la hauteur de ce que tu attendais. Je ne te remercierai jamais assez pour m'avoir également permis de vivre cette aventure merveilleuse qu'a été la campagne de terrain à Kerguelen.

Merci également à Vincent, mon co-directeur. Mon seul regret sera de ne pas avoir eu l'occasion de travailler plus souvent avec toi.

Merci à Maïte, pour ta patience et tes qualités humaines. Merci d'avoir été un soutien aussi bien professionnellement que personnellement, et de m'avoir accueilli si chaleureusement à chacun de mes séjours en Espagne.

Merci aussi à David Pinaud, l'homme qui a toujours une solution ! Je ne compte plus les nombreuses heures de consulting que j'ai passées dans ton bureau à plancher sur des questions théoriques ou des bouts de code. Merci pour ta disponibilité et tes inépuisables idées.

Merci à tous les autres membres de l'équipe prédateurs marins : Karine, Charly, Nounours, Christophe, avec qui j'ai eu à interagir pendant cette thèse et qui ont toujours été disponibles et de bon conseil. Merci pour ces discussions productives.

Merci également à Patrick Duncan, relecteur consciencieux et contributeur actif aux séminaires du labo. Merci pour cet inlassable enthousiasme !

Une pensée particulière va à mes camarades chizéens... Les actuels bien sûr : Andréaz D., Baptiste P., Alice C., Alizée M., Sabrina T., Joffrey J., Yves LB., Paul T., Sophie JDG., Aurelien P., Rémi F. et Fabrice LB. pour avoir égaillé mon quotidien, aussi bien les pauses

cafés que les parties de volley, les soirées, les week-end, les excursions à Tortuga ou encore les vacances. Mais je n'oublie pas non plus les chizéens anciens : Pierre B., Marina F., Laurent G., Alice M., Lucie M., Meumeu F., Déborah P., Chloé R., Ambre D., Sam P. et Tim P. que je revois toujours avec beaucoup de plaisir et que je suis heureuse de ne pas avoir perdus de vue malgré les nombreux km qui me séparent de certains d'entre vous. Plus que des collègues, à Chizé j'ai trouvé de véritables amis et je me sens incroyablement chanceuse d'avoir rencontré autant de personnes formidables au sein d'un si petit laboratoire !

Je ne peux pas non plus parler de cette thèse sans un souvenir ému pour ma campagne de terrain à Kerguelen et pour les missions Ker 63 et 64. Tout d'abord, sur le bateau, je remercie Gildas L., Antoine S. et Robin C. (les bouchers strasbourgeois), mais aussi Léandre P., Pierre P., Antoine P. et Steven LB. Pour ce mois passé en cabane, je remercie mes compagnons du quotidien Elie G., Gaby N., l'équipe Popchat (Thibaut, Fabien et Pap'Yves) et surtout Joan qui a été un guide formidable. Je n'oublie pas non plus 840, le skua de la cabane de Mayes.

Je remercie bien évidemment tous les camarades sur base (special thanks à Flo et l'équipe de Totoche). Et pour avoir partagé tout ou partie de ces vacances de l'extrême à La Réunion, merci à Wen et Guillaume qui ont été mes dernières parcelles des TAAFs sous les tropiques.

Je n'oublie pas non plus ceux qui facilitent la vie au quotidien et en particulier à l'équipe administration : Delphine et Evelyse, et à l'équipe resto : Christophe et Arnaud. Ce saumon grillé va tellement me manquer !!

Merci enfin à tous les stagiaires, thésards, post-docs et VAT qui ne sont pas nommés ici, mais qui ont partagé mon quotidien en stage de M1, M2 ou pendant la thèse et qui se reconnaîtront (je nommerai quand même Alex et Jérémie, parce que je l'avais promis lors de ce pub « exceptionnel » !).

Et puis, pendant la thèse, la « vraie » vie continue aussi. Merci à mes amis de (très) longue date maintenant : Nolwenn, Laura, Yassir et Tanguy. Je ne vous vois pas aussi souvent que je le voudrais, mais vous avez toujours été présents quand il le fallait. Je suis toujours aussi heureuse quand je vous retrouve, même après plusieurs mois, d'avoir le sentiment de vous avoir quitté la veille !

On ne s'en soucie pas assez, alors merci à ma 207, seule de mes 3 voitures à avoir survécu à mes études supérieures. Puisses-tu vivre encore longtemps ! Et pour finir, je remercie aussi la Pelfort brune et le rhum St James, pour leur soutien discret mais sans faille.

Pour résumer merci à tous les gens qui, de près ou de loin, quotidiennement ou occasionnellement ont rendu ma vie plus belle, plus facile et plus riche. Je tiens, au bout de ces 3 ans (de ces 9 années d'études même devrais-je dire) à m'excuser auprès de tous les gens qui m'ont accompagnée dans ce quotidien souvent trop rempli pour que je puisse accorder à chacun le temps et l'attention qu'il méritait. Merci d'être restés auprès de moi malgré tout sans jamais m'en avoir fait le reproche. Merci pour votre compréhension, votre présence et votre amitié. Du fond du cœur, MERCI !

# Articles & Conférences

## ARTICLES PRESENTES DANS LA THESE

**Thiers L.**, Delord K., Barbraud C., Phillips R. A., Pinaud D., Weimerskirch H. (2014). “Foraging zones of the two sibling species of giant petrels in the Indian Ocean throughout the annual cycle: implication for their conservation”. *Marine Ecology Progress Series* Vol. 499: 233–248

**Thiers L.**, Louzao M., Ridoux V., Le Corre M., Jaquemet S., Weimerskirch H. (2014). “Combining methods to describe important marine habitats for top predators: application to identify biological hotspots in tropical waters”. *PLoS ONE* 9(12): e115057. doi:10.1371/journal.pone.0115057

**Thiers L.**, Delord K., Bost C-A., Guinet C., Weimerskirch H. (in prep). “Distribution of the top predator community around Kerguelen archipelago”.

## CONFÉRENCES

**Thiers L.**, Delord K., Barbraud C., Phillips R. A., Pinaud D., Weimerskirch H. “Comparison of at-sea distribution and activity of two sibling species: Northern (*Macronectes halli*) and Southern (*Macronectes giganteus*) giant petrels”. 8th Ecology and Behaviour annual meeting, Chizé (France) - 2-16 Avril 2012

**Thiers L.**, Delord K., Barbraud C., Phillips R. A., Pinaud D., Weimerskirch H. “Comparison of at-sea distribution and activity of two sibling species of giant petrels – Implication for their conservation”. 5th International Albatross and Petrel Conference, Wellington (New-Zealand) – 12-17 aout 2012 - **2nd Best Student Oral Presentation Award**

**Thiers L.**, Louzao M., Ridoux V., Le Corre M., Jaquemet S., Weimerskirch H. “At-sea distribution of frigatebirds in the Mozambique Channel - Predictor of the distribution of associated predators”. 9th Ecology and Behaviour annual meeting, Strasbourg (France) – 22-26 avril 2013



# Sommaire

<b>Introduction.....</b>	<b>1</b>
1.1. Contexte général : La conservation de la biodiversité, enjeu majeur des décennies passées et futures .....	2
1.1.1. <i>La biodiversité, facteur central du fonctionnement des écosystèmes.....</i>	2
1.1.2. <i>Les écosystèmes marins au cœur des préoccupations environnementales.....</i>	3
1.2. Hotspot de biodiversité, un outil au service de la conservation .....	3
1.2.1. <i>Naissance et développement du concept.....</i>	3
1.2.2. <i>Les prédateurs supérieurs, espèces focales privilégiées.....</i>	4
1.3. Du concept à l'application : définition d'une méthodologie adaptée .....	6
1.3.1. <i>Les organismes internationaux au service de la conservation .....</i>	6
1.3.2. <i>Des méthodes encore au banc d'essai .....</i>	7
1.4. La période de reproduction : étape cruciale dans la phénologie des espèces.....	8
1.4.1. <i>Cycle biologique et vulnérabilité .....</i>	8
1.4.2. <i>La reproduction, trait d'histoire de vie déterminant .....</i>	9
1.4.3. <i>Le cas particulier des prédateurs s'alimentant à partir d'une place centrale .....</i>	10
1.5. Terres australes et antarctiques françaises : une zone de conservation prioritaire ....	11
1.5.1. <i>Une richesse biologique remarquable.....</i>	11
1.5.2. <i>Des espèces sensibles.....</i>	12
1.6. Objectifs de la thèse :.....	14
<b>Matériel &amp; Méthodes .....</b>	<b>17</b>
2.1. Zone d'étude .....	18
2.1.1. <i>Milieu tropical : L'océan Indien Sud-ouest .....</i>	18
2.1.2. <i>Zone Sub-antarctique : Les archipels de Crozet et Kerguelen.....</i>	20
2.2. Modèles biologiques .....	22
2.2.1. <i>Milieu tropical .....</i>	22
2.2.2. <i>Milieu subantarctique .....</i>	25
2.3. Etude de la distribution en mer .....	29
2.3.1. <i>Observations en mer .....</i>	29
2.3.2. <i>Biologging .....</i>	32
2.4. Outils statistiques .....	37
2.4.1. <i>Analyse spatiale .....</i>	37
2.4.2. <i>Modèles de distribution des espèces.....</i>	39
<b>Partie 1 : Identification des zones d'alimentation à l'échelle de l'espèce, en relation avec le sexe et le stade de vie .....</b>	<b>49</b>
3.1. Introduction .....	50
3.2. Principaux résultats.....	53
3.2.1. <i>Différences intra-spécifiques.....</i>	53
3.2.2. <i>Différences inter-spécifiques.....</i>	53
3.2.3. <i>Différences entre stades.....</i>	54
3.2.4. <i>Recouvrement avec les pêcheries.....</i>	54
3.3. Discussion .....	54

3.4. Conclusion & Perspectives .....	57
<b>Partie 2 : Hotspot de biodiversité pour une communauté de prédateurs supérieurs.....</b>	<b>59</b>
4.1. Introduction .....	60
4.2. Principaux résultats.....	62
4.2.1. <i>Analyse de la distribution</i> .....	62
4.2.2. <i>Carte de prédictions</i> .....	63
4.3. Discussion .....	63
4.4. Conclusion & Perspectives .....	66
<b>Partie 3 : Utilisation d’une espèce indicatrice comme proxy de la distribution d’une communauté de prédateurs associés .....</b>	<b>69</b>
5.1. Introduction .....	70
5.2. Principaux résultats.....	71
5.2.1. <i>Patrons de distribution observés</i> .....	72
5.2.2. <i>Zones d’importance pour les prédateurs du Canal du Mozambique</i> .....	72
5.3. Discussion .....	73
5.4. Conclusion & Perspectives .....	75
<b>Discussion générale .....</b>	<b>77</b>
6.1. Etude de la distribution en mer .....	78
6.1.1. <i>Acquisition des données</i> .....	78
6.1.2. <i>Traitement des données</i> .....	80
6.2. Détermination de hotspots, forces et faiblesses .....	83
6.2.1. <i>Importance des espèces sélectionnées</i> .....	83
6.2.2. <i>Hotspot versus complémentarité</i> .....	84
6.3. Implications pour la conservation des prédateurs supérieurs dans les TAAF.....	86
<b>Perspectives .....</b>	<b>91</b>
<b>Références.....</b>	<b>97</b>
<b>Annexes.....</b>	<b>113</b>



# Table des figures

<b>Figure 1.</b> Illustration des relations entre les différents niveaux trophiques dans l'Océan Austral .....	5
<b>Figure 2.</b> Localisation des Îles Eparses dans l'Océan Indien Sud-Ouest.....	18
<b>Figure 3.</b> La réserve naturelle de l'archipel de Crozet .....	20
<b>Figure 4.</b> La réserve naturelle de l'archipel de Kerguelen .....	21
<b>Figure 5.</b> Protocole de comptage sur transect en bande par bateau. Les cercles bleus représentent les individus comptés et les cercles blancs, les individus ignorés. ....	30
<b>Figure 6.</b> Protocole de comptage sur transect en bande par avion. Les cercles bleus représentent les individus comptés et les cercles blancs, les individus ignorés. ....	31
<b>Figure 7.</b> Exemple de courbe de niveau de lumière issue d'un capteur GLS.....	33
<b>Figure 8.</b> Illustration de l'effet Doppler utilisé par le système ARGOS pour localiser les balises .....	35
<b>Figure 9.</b> Illustration du calcul de la localisation tridimensionnelle par un récepteur GPS .....	36
<b>Figure 10.</b> Exemple de calcul d'estimation de densité. Les kernels rouge, orange et jaune représentent respectivement la probabilité de trouver 25%, 50% et 75% des localisations. ...	38
<b>Figure 11.</b> Exemple de calcul de temps passé par secteur. Les couleurs claires représentent les faibles pourcentages de temps passé dans chaque cellule et les couleurs foncées, les pourcentages plus élevés. ....	39
<b>Figure 12.</b> Illustration de l'hyper-volume à $n$ dimensions représentant la niche écologique selon Hutchinson. ....	40
<b>Figure 13.</b> Procédure de modèle averaging utilisée pour la sélection, la calibration et la prédiction appliquées aux modèles de distribution. ....	46
<b>Figure 14.</b> Schéma d'une palangre pélagique.....	50
<b>Figure 15.</b> Répartition de l'effort de pêche à la palangre entre 2008 et 2010 (en nombre d'hameçons déployés) au sein des principales commissions de pêche mondiales.....	51
<b>Figure 16.</b> Tendance de population des pétrels géants subantarctiques (trait plein) et antarctiques (pointillés) nichant sur les archipels de Crozet et Kerguelen.....	52
<b>Figure 17.</b> Carte du recouvrement entre le domaine vital des pétrels géants subantarctiques (haut) et antarctiques (bas) et l'effort de pêche cumulé (en nombre d'hameçons déployés) durant la période de suivi. Le domaine vital est défini comme le contour des noyaux de densité rassemblant 95% des localisations. Les contours de ces domaines sont représentés en bleu pour les mâles et en rouge pour les femelles. ....	57
<b>Figure 18.</b> Carte de temps passé par secteur (TPPS) cumulé standardisé pour les 9 espèces suivies dans la zone d'étude. ....	62
<b>Figure 19.</b> Carte de la moyenne des prédictions de présence pour les 4 espèces de prédateurs supérieurs de l'archipel de Kerguelen (BBAL, KIPE, SAFS, WAAL) .....	63
<b>Figure 20.</b> Carte de situation des colonies d'origine des individus suivis par télémétrie depuis l'archipel de Kerguelen.....	64
<b>Figure 21.</b> Zones de pêche couvertes par les palangriers ciblant la légine australe dans la ZEE de l'archipel de Kerguelen entre 1999 et 2009 (à partir de Duhamel et al. 2011). ....	66
<b>Figure 22.</b> Floc de frégates, sternes et fous profitant des proies chassées par un thon jaune..	70
<b>Figure 23.</b> Carte de recouvrement des zones favorables pour les 4 différents groupes d'espèces .....	73
<b>Figure 24.</b> Réserve marine des îles australiennes Heard et McDonald .....	87
<b>Figure 25.</b> Carte des Aires Marines Protégées et des Ecorégions Marines d'Afrique de l'Est. ....	88



## **Introduction**

## I - INTRODUCTION

### 1.1. Contexte général : La conservation de la biodiversité, enjeu majeur des décennies passées et futures

#### *1.1.1. La biodiversité, facteur central du fonctionnement des écosystèmes*

Les dernières décennies ont vu l'accélération sans précédent d'une érosion globale de la biodiversité à l'échelle de la planète (Pimm et al. 1995, Butchart et al. 2010, Barnosky et al. 2011). Face à ce constat, un intérêt croissant s'est développé pour comprendre à la fois le rôle de la diversité biologique et les mécanismes qu'elle impacte. En effet, un grand nombre d'études s'est intéressé au rôle de la biodiversité notamment dans la stabilité (Hector et al. 2010, Campbell et al. 2011) ou la productivité (Cardinale et al. 2006, Cadotte et al. 2008) des écosystèmes. Ainsi, dans le cas du déclin ou de la disparition d'une espèce donnée, elle favorise la résilience du milieu puisqu'une importante biodiversité augmente la probabilité que d'autres espèces remplissant le même rôle fonctionnel soient présentes dans l'écosystème et puissent occuper la niche vacante. De la même façon, une biodiversité élevée permet la multiplication des voies par lesquelles les espèces vont utiliser les ressources d'un milieu pour les transformer en biomasse.

C'est pourquoi, quels que soient les milieux ou les espèces étudiées, la grande majorité de ces études s'accorde sur le fait qu'une perte de biodiversité affecte lourdement tous les bienfaits et services rendus par les écosystèmes (Chapin et al. 2000, Worm et al. 2006, Cardinale et al. 2012).

Cependant, la prise de conscience sur l'importance de la biodiversité est plus ancienne. En effet, c'est le sommet de la Terre qui s'est déroulé à Rio en 1992 qui a ouvert la voie aux réflexions sur la conservation de la diversité à grande échelle. Un accent a été mis sur le développement durable et la nécessité de gérer les ressources et de protéger la diversité aussi bien à l'échelle des gènes qu'à celle des espèces. Cette conférence a ainsi abouti notamment à la rédaction de la Convention sur la Diversité Biologique (CDB) dont un des 3 points fondamentaux est la conservation de la biodiversité (CBD 1992). Ce document, signé par 193 pays, a ainsi largement contribué à poser les bases des stratégies nationales pour la conservation des espèces.

### *1.1.2. Les écosystèmes marins au cœur des préoccupations environnementales*

Parmi les points abordés par la CDB, un large volet est accordé à la préservation des milieux marins. En effet, les environnements côtiers et marins n'échappent pas à l'érosion de leur diversité biologique (Sala & Knowlton 2006) et font face à un nombre croissant de menaces telles que les changements climatiques, la surpêche, la pollution, l'acidification de l'eau ou encore l'introduction d'espèces invasives (Jackson et al. 2001, Derraik 2002, Kingston 2002, Bax et al. 2003, Bearzi et al. 2006, Harley et al. 2006, Guinotte & Fabry 2008, Molnar et al. 2008, Goutte et al. 2013). Pour tenter d'endiguer l'effet de ces phénomènes globaux, la CDB préconise la mise en place de mesures de protection au sein d'un réseau cohérent de zones comprenant à la fois les eaux, la faune, la flore ainsi que les caractéristiques historiques et culturelles qui lui sont associées. C'est la base du concept d'Aire Marine Protégée (AMP).

C'est ensuite le Grenelle de la Mer en 2009 qui va donner l'impulsion majeure en France. Cette rencontre, qui fait suite au Grenelle de l'Environnement de 2007, s'articule autour de la question du développement durable des espaces côtiers et maritimes français. Il pose l'objectif ambitieux de classer 20% des zones sous juridiction française en tant qu'AMP à l'horizon 2020. Pour l'heure, si les eaux métropolitaines sont déjà catégorisées en AMP à hauteur de 21.5%, seuls 1.15% des eaux d'Outre-Mer sont couvertes par le réseau. Or, ce sont précisément les eaux extra-métropolitaines qui représentent la plus grande partie de l'espace maritime français (soit 97%). Au vu de l'étendue de ce domaine maritime, s'élevant à 11 000 000 de km<sup>2</sup> et en faisant le deuxième plus grand domaine maritime mondial avec des possessions dans tous les océans de la planète, la tâche d'identifier des zones candidates apparaît d'autant plus colossale.

Toutefois certains concepts et méthodologies visant à désigner ces points chauds de la biodiversité ont été développés en parallèle de la prise de conscience de la nécessité de mieux protéger les écosystèmes.

## 1.2. Hotspot de biodiversité, un outil au service de la conservation

### *1.2.1. Naissance et développement du concept*

Le concept des « hotspots » de biodiversité a été introduit pour la première fois par Norman Myers à la fin des années 80. Face au constat que le nombre d'espèces en voie de

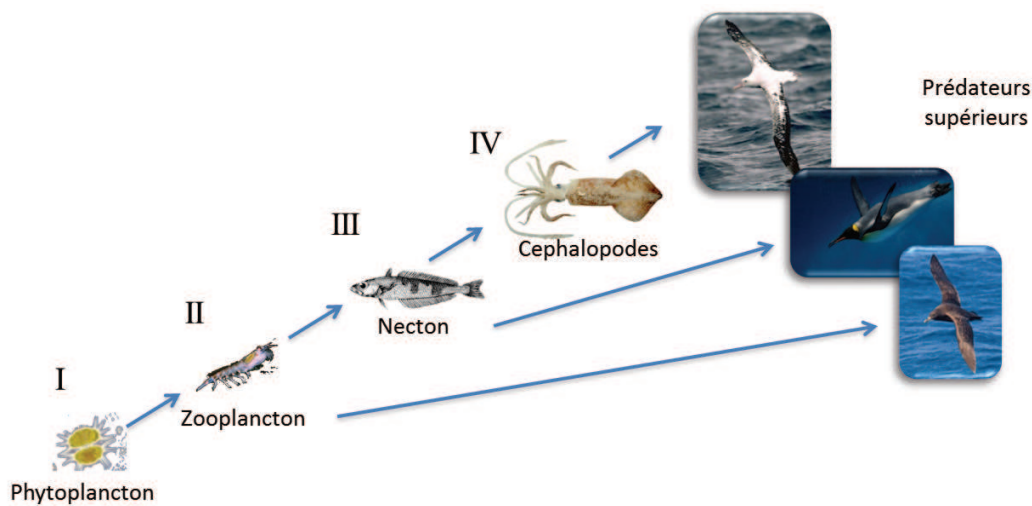
disparition outrepassent largement les moyens mis à disposition pour leur protection, il tente de développer une approche visant à optimiser au mieux l'argent investi dans les stratégies de conservation pour cibler les zones où les espèces et leur milieu en tireront le meilleur bénéfice. La base de cette démarche est donc la mise en évidence à l'échelle du globe de zones relativement restreintes et concentrant une haute diversité d'espèces, plantes et vertébrés, présentant un fort endémisme et faisant face à un risque important de perte d'habitat (Myers 1988). Cette étude pionnière, focalisée sur les forêts tropicales, a ainsi mis en évidence 10 grands hotspots de biodiversité répartis sur les 5 continents. Le principe sur lequel se base cette méthode est d'optimiser l'efficacité des mesures de conservation en concentrant les efforts et les moyens sur ces zones à forte valeur biologique et niveau de menace très élevé (Myers et al. 2000). De cette façon, dans ces milieux critiques, le minimum d'argent peut être investi pour protéger le maximum d'espèces en danger d'extinction.

Cette approche, à la fois efficace et méthodique, a dans un premier temps été surtout appliquée aux milieux terrestres (Myers 1990, Medail & Quezel 1997, Mittermeier et al. 1998, Myers et al. 2000). Elle s'est ensuite généralisée et la définition des hotspots de biodiversité s'est étendue également à des zones concentrant une forte diversité spécifique ou un grand nombre d'espèces rares ou présentant un statut de conservation préoccupant (Flather et al. 1998, Gould 2000). Malgré l'évolution et l'élargissement du concept initial, la méthode est restée efficace dans la priorisation de zones clés pour la biodiversité (Reid 1998). Enfin, au début des années 2000, le concept a commencé à être adapté aux milieux marins (Roberts et al. 2002, Worm et al. 2003, Morato et al. 2010). Cependant, l'application de la théorie des hotspots à un milieu cryptique comme l'est l'environnement marin a soulevé de nouveaux défis. En effet, il est bien plus difficile par exemple d'y mesurer la diversité des taxons inférieurs, peu visibles et très mobiles dans les trois dimensions. La nécessité de recourir à des substituts s'est donc peu à peu imposée.

### *1.2.2. Les prédateurs supérieurs, espèces focales privilégiées*

Plus récemment, les hotspots n'ont plus seulement été identifiés sur la base d'un assemblage d'espèces appartenant à différents niveaux trophiques, mais sur la présence d'une ou plusieurs espèces de prédateurs supérieurs (Yen et al. 2006, Hearn et al. 2010, Scott et al. 2010). En effet, il apparaît que la diversité observée dans les taxons supérieurs

est très corrélée à une importante diversité spécifique (Gaston & Blackburn 1995). De plus, les prédateurs supérieurs apparaissent comme des indicateurs de biodiversité idéaux dans les zones où la distribution des espèces est peu documentée, ce qui est en particulier le cas des écosystèmes marins. En effet, les prédateurs supérieurs, par leur position dans le réseau trophique et la diversité des rôles qu'ils remplissent dans l'écosystème, sont souvent considérés comme de bons intégrateurs des espèces de niveau trophique inférieur (Sergio et al. 2006) (Fig. 1). Dans la littérature, il a effectivement été démontré que l'aire de distribution des prédateurs supérieurs est souvent liée à une importante biodiversité (Brooks et al. 2001, Garson et al. 2002, Sergio et al. 2005). C'est pourquoi on prête souvent le rôle d'espèces « parapluie » aux prédateurs supérieurs. Ce concept repose sur l'hypothèse que la présence d'une espèce dans une zone donnée indique la présence d'autres espèces. L'habitat préférentiel d'une espèce parapluie est supposée vaste et généraliste, et donc susceptible d'englober les préférences d'espèces plus spécialisées et montrant une aire de répartition plus restreinte. En conséquence de quoi, protéger la zone utilisée par cette espèce parapluie sera donc également bénéfique aux espèces co-occurentes (Zacharias & Roff 2001).



**Figure 1. Illustration des relations entre les différents niveaux trophiques dans l'Océan Austral**

L'identification de hotspots de biodiversité via des prédateurs supérieurs a donc été largement utilisée comme proxy de la biodiversité globale. Cette méthode permet, en étudiant la distribution d'un nombre restreint d'espèces, de délimiter une zone susceptible d'englober un nombre bien plus important d'espèces et apparaît donc comme un moyen idéal de prioriser les zones qui nécessitent le plus des mesures de conservation.

### 1.3. Du concept à l'application : définition d'une méthodologie adaptée

#### *1.3.1. Les organismes internationaux au service de la conservation*

Depuis quelques années, des critères ont été proposés pour aider à harmoniser ces méthodes de sélection. En 2008, à Bonn (Allemagne), la Convention des Parties de la CDB a ainsi adopté une liste de sept critères pour identifier les Zones Ecologiquement et Biologiquement Importantes (EBSAs) au niveau marin :

1. Rareté
2. Importance particulière pour un stade d'histoire de vie des espèces
3. Importance pour l'habitat d'espèces menacées, en voie de disparition ou en déclin
4. Vulnérabilité, fragilité, sensibilité ou capacité de remise en état lente
5. Productivité biologique
6. Diversité biologique
7. Caractère naturel

L'application des recommandations de la CBD est supportée par un grand nombre d'initiatives internationales. Parmi elles, l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN) est une organisation non gouvernementale qui s'attèle à influencer et soutenir les états dans la mise en place de leurs stratégies de conservation. Elle est également l'organisme consultatif du Comité du Patrimoine mondial de l'UNESCO et elle est à l'origine de la création de la Liste Rouge des espèces menacées. Cette liste référence, régulièrement actualisée, dresse l'état des lieux du statut de conservation global des espèces pour lesquelles les données sont suffisantes, aidant les acteurs de la conservation à mettre l'accent sur les espèces les plus menacées.

La Global Ocean Biodiversity Initiative (GOBI) quant à elle réunit 13 partenaires impliqués dans la recherche et la conservation du milieu marin (dont l'UICN). Elle a été développée en 2008 pour aider les pays à atteindre leurs objectifs environnementaux en développant des jeux de données, des outils et des méthodologies afin d'identifier les zones d'importance écologiques en mer, basés sur les critères EBSAs. Elle vise à faire le point sur les données et techniques établies ou émergentes qui peuvent fournir aux états les outils afin de mettre en place un réseau cohérent d'AMP.



Un autre des partenaires du GOBI, BirdLife International, a également défini des lignes directrices appliquées à un groupe d'espèces particulier. Dans le cadre de son Programme Global pour les Oiseaux Marins, des critères ont été fixés pour définir les Zones Importantes pour la conservation des Oiseaux (IBAs). L'identification de ces zones est basée sur 1) les concentrations d'individus hors période de reproduction, 2) les zones utilisées par les oiseaux pélagiques, 3) les extensions marines des colonies et 4) les couloirs de migration (BirdLife International 2010). Les zones combinant un ou plusieurs de ces critères peuvent de ce fait parfaitement servir de base à une proposition d'AMP (Lascelles et al. 2012).

### *1.3.2. Des méthodes encore au banc d'essai*

Cependant, si l'identification de hotspots de biodiversité a grandement facilité la détermination de zones-candidates pour des mesures de conservation, il s'agit malgré tout d'un concept général et la méthodologie demande encore à être standardisée. Il existe en effet un large panel d'outils disponibles pour acquérir des données sur la distribution des espèces (observations en mer, télémétrie, isotopes stables), et plus encore pour les analyser (indices, temps passé par secteur, kernels, modèles d'habitat...). Cependant, à l'heure actuelle, peu d'études ont permis de combiner, comparer et tester l'efficacité de ces méthodes (mais voir Louzao et al. 2009, Lecomte et al. 2010).

De plus, le choix des modèles biologiques est primordial dans ce genre d'études. En effet, dans le milieu marin, la plupart des espèces sont peu visibles car dispersées dans la colonne d'eau. L'acquisition de données de distribution s'avère donc difficile. Les modèles privilégiés en mer sont donc les mammifères marins qui doivent retourner régulièrement à la surface de l'eau pour respirer, et plus encore les oiseaux marins qui sont visibles en toute occasion. De plus, le fait que les oiseaux marins et les phoques reviennent à terre pendant la période de reproduction facilite grandement leur accessibilité et offre notamment la possibilité de les équiper de dispositifs télémétriques pour étudier leur distribution lorsqu'ils repartent en mer.

Dans l'étude des hotspots de biodiversité en milieu marin, ces espèces de prédateurs supérieurs apparaissent donc comme des modèles idéaux pour l'étude de leur distribution en mer en combinant visibilité et accessibilité (Hooker & Gerber 2004, Harris et al. 2007, e.g. Le Corre et al. 2012).

#### 1.4. La période de reproduction : étape cruciale dans la phénologie des espèces

##### *1.4.1. Cycle biologique et vulnérabilité*

Toutefois, les espèces ne sont pas uniformément vulnérables sur la totalité de leur aire de répartition. En effet, certains secteurs tels que les sites de reproduction, d'alimentation ou les routes de migration sont des zones particulièrement critiques (Hooker & Gerber 2004). Dans la mesure où il est inenvisageable de protéger une espèce sur la totalité de son aire de distribution, certaines espèces parcourant des milliers de kilomètres par an (Bestley et al. 2008, Weimerskirch et al. 2014), il est alors judicieux de cibler ces zones critiques dans les stratégies de conservation.

Certaines menaces sont en effet spécifiques de sites particulier. De ce fait, même si une espèce ne fréquente ces zones que pendant une partie de son cycle de vie, elles représentent l'exposition majeure à des facteurs de risque. De ce fait, la mise en place de mesures de conservation ciblant ces zones particulières peut être grandement bénéfique à cette espèce (Hooker & Gerber 2004). Par exemple, le choix d'un emplacement pour une réserve marine sera différent suivant si l'espèce qui nécessite d'être protégée fait face à des perturbations sur son site de reproduction, si elle rencontre un appauvrissement des ressources sur ses sites d'alimentation ou bien si elle est en compétition avec des pêcheries sur son lieu d'hivernage.

De la même façon, les traits d'histoire de vie sont très variables d'un groupe taxonomique à l'autre, avec des conséquences sur la fitness des espèces. En effet, la stratégie d'histoire de vie sera différente suivant l'âge de première reproduction, la longévité moyenne, le taux de survie juvénile et adulte mais aussi la sensibilité du taux de croissance d'une espèce donnée aux paramètres démographiques (Stearns 1976). Par exemple, les oiseaux marins qui montrent un taux de survie adulte très élevé, une maturité sexuelle tardive et un taux de reproduction faible sont très sensibles à la mortalité adulte, et montrent une capacité faible à s'adapter rapidement à des modifications majeures de leur environnement. A l'inverse une espèce de poisson pondant des millions d'œufs sera sensible au taux de croissance et à la survie des juvéniles. De ce fait, les stratégies de conservation doivent cibler les facteurs de risques associés aux traits d'histoire de vie les plus critiques pour être les plus bénéfiques à l'espèce (Heppell 1998, Russell 1999).

#### *1.4.2. La reproduction, trait d'histoire de vie déterminant*

Toutefois, chez les prédateurs supérieurs, la période de reproduction représente un stade crucial pour la démographie des espèces et la fitness des individus (Siriwardena et al. 2000). C'est une activité extrêmement coûteuse énergétiquement qui a des conséquences à la fois sur la qualité phénotypique de la progéniture (Cam et al. 2003), mais aussi sur la condition corporelle et la survie des adultes (Boyd et al. 1995, Golet et al. 1998). En effet, l'investissement énergétique requis par l'activité de reproduction se fait généralement au détriment de la condition corporelle des adultes, entraînant une diminution de leurs chances de survie et de l'énergie qui pourra être allouée aux tentatives de reproductions futures. C'est donc un stade où les individus sont plus sensibles du fait des compromis d'allocation des ressources auxquels ils doivent faire face.

Ce stade est d'autant plus critique pour les espèces longévives, ce qui est le cas de la plupart des prédateurs supérieurs. Ces espèces qui partagent des caractéristiques communes, telle qu'une taille importante vont également présenter une maturité sexuelle différée et pratiquer des soins parentaux, ce qui va limiter le nombre d'événements de reproduction au cours de leur vie et de ce fait, la taille de leur descendance (Pianka 1970). Pour ce type d'espèces qui privilégient leur survie plutôt que la reproduction quand elles rencontrent des conditions défavorables, la décision ou non de se reproduire est sensible à de nombreux paramètres parmi lesquels la condition corporelle, la disponibilité locale en ressource ou encore le niveau de contamination en polluants ou métaux lourds (Chastel et al. 1995, Pinaud & Weimerskirch 2002, Tartu et al. 2013).

De ce fait, le taux de survie adulte des espèces longévives a de fortes conséquences sur la démographie de leurs populations (Gaillard & Yoccoz 2003). Or, la période de reproduction est un des moments où les adultes reproducteurs sont les plus vulnérables en raison notamment du risque de prédation, de conditions locales défavorables, de la présence de parasites sur les colonies ou encore du risque élevé de capture accidentelle sur leurs zones d'alimentation (Candolin 1998, Mousseaux & Bretagnolle 2000, Gaston et al. 2002, Chilvers 2008). De plus, la mort d'un adulte reproducteur va non seulement signifier la mort de son jeune dans la majorité des cas, mais peut également impacter la fitness du partenaire survivant puisque, en particulier chez les espèces fidèles, plusieurs années peuvent lui être nécessaires avant de réussir à s'apparier à nouveau.

Au vu des enjeux que la période de reproduction représente, il apparaît donc essentiel d'accorder une attention particulière aux risques que rencontrent les adultes reproducteurs pour le développement de mesures de conservation.

### *1.4.3. Le cas particulier des prédateurs s'alimentant à partir d'une place centrale*

La recherche alimentaire est une activité déterminante qui touche à tous les aspects de l'histoire de vie d'un individu. En effet, l'efficacité de sa stratégie de recherche alimentaire va déterminer l'énergie qu'un individu va réussir à extraire de son environnement et pouvoir ensuite allouer à ses différentes fonctions vitales : croissance, survie et reproduction. En milieu océanique où les ressources sont rares et souvent peu prévisibles, les prédateurs ont développé toutes sortes de mécanismes pour optimiser l'efficacité de leur stratégie de recherche alimentaire, en utilisant notamment la mémorisation des patchs des ressources, le comportement des conspécifiques ou encore l'odeur des masses d'eau (Davoren et al. 2003, Nevitt & Bonadonna 2005, Machovsky-Capuska et al. 2014).

Une caractéristique spécifique aux oiseaux marins et aux phoques est que la reproduction a lieu à terre et qu'ils doivent aller en mer pour se nourrir. En conséquence, ces prédateurs marins supérieurs s'alimentent à partir d'une place centrale ('central place forager') pendant la période de reproduction (Ropert-Coudert et al. 2004, Staniland et al. 2010). Ce comportement de recherche alimentaire occasionne de nouvelles contraintes pour les adultes reproducteurs puisqu'ils sont restreints dans leur zone de prospection par le fait qu'ils doivent régulièrement retourner couvrir leur œuf ou nourrir leur jeune. Ils doivent alors optimiser au mieux la balance entre l'énergie nécessaire pour accéder à leurs patchs d'alimentation et les ressources qu'ils vont pouvoir en extraire (Bell 1990). Dans ce contexte, la localisation des zones d'alimentation va dépendre de nombreux facteurs parmi lesquels la taille de la colonie (c'est-à-dire le taux de compétition intra-spécifique), la distance entre les agrégations de proies ou encore la disponibilité ou la prévisibilité des ressources alimentaires (Weimerskirch et al. 1994, Grecian et al. 2012, Thaxter et al. 2012). A leur tour, ces facteurs vont ensuite déterminer le succès reproducteur (Inchausti et al. 2003, Weimerskirch 2007).

Le comportement de prédateurs 'à place centrale' va de plus influencer la localisation des hotspots. Ainsi, on ne retrouvera pas les individus reproducteurs et non reproducteurs

dans les mêmes zones puisque les non reproducteurs ne sont pas contraints par le besoin de retourner régulièrement à la colonie (Weimerskirch et al. 2014). De la même façon, chez certaines espèces, les adultes montrent une ségrégation sexuelle durant la saison de reproduction pour éviter la compétition intra-spécifique (Gonzalez-Solis et al. 2000b, Phillips et al. 2004).

Enfin, les milieux dans lesquels évoluent les espèces vont fortement impacter leurs patrons de distribution. Ainsi, les oiseaux se reproduisant dans des zones où les ressources sont prévisibles, car associées à des paramètres statiques tels que la bathymétrie, vont montrer des zones d'importance récurrentes d'une année à l'autre (Gende & Sigler 2006). A l'inverse, dans les milieux tropicaux où les ressources sont typiquement rares et imprédictibles, les individus vont adapter leur stratégie de recherche alimentaire pour cibler des structures éphémères et dynamiques telles que les tourbillons par exemple (e.g. Weimerskirch et al. 2004).

La période de reproduction et les zones fréquentées durant ce stade sont donc critiques pour la conservation des espèces de prédateurs supérieurs. En conséquence de quoi, même en protégeant les espèces dans un secteur qu'ils ne fréquentent qu'une partie de l'année, on peut réduire significativement leur exposition à des facteurs de risque, en particulier lorsque la zone de protection correspond avec un stade énergétiquement coûteux tel que la reproduction (Game et al. 2009). Toutefois, il est important de prendre en compte les caractéristiques spécifiques (e.g. présence de ségrégation sexuelle) et des milieux (agrégations de proies éphémères vs. ressources prévisibles) pour comprendre au mieux la localisation de ces zones d'importance.

### 1.5. Terres australes et antarctiques françaises : une zone de conservation prioritaire

#### *1.5.1. Une richesse biologique remarquable*

Parmi les possessions françaises, les îles qui forment les Terres Australes et Antarctiques Françaises sont des lieux-clé dans le cycle biologique d'un très grand nombre d'espèces. Ces îles comprennent les îles tropicales des Eparses (Europa, Juan de Nova, îles Glorieuses et Tromelin situées autour de Madagascar) de même que deux archipels subantarctiques (Crozet et Kerguelen), deux îles subtropicales (Amsterdam et Saint paul) et

une possession antarctique (la Terre Adélie). Elles abritent une avifaune remarquable, en particulier pendant la période de reproduction, durant l'été austral.

Trente-cinq espèces ont ainsi été identifiées comme nicheuses sur l'archipel de Kerguelen, et ce dans des proportions qui font de ces îles un lieu de reproduction majeur pour plusieurs espèces de manchots, pétrels, prions et albatros (Weimerskirch et al. 1989). De la même façon, l'archipel de Crozet abrite la plus grande colonie de manchots royaux au monde (Duriez & Delord 2012), mais rassemble également d'importantes populations d'albatros, pétrels, prions et océanites. Au total, ces îles subantarctiques comptent 6 espèces endémiques d'oiseaux (Duriez & Delord 2012).

Les archipels de Crozet et Kerguelen abritent également une partie importante de deux des quatre sous-populations mondiales d'éléphants de mer du Sud. Enfin, c'est également un site de reproduction pour les otaries à fourrure.

De leur côté, les Eparses hébergent également une grande richesse biologique. Par exemple, l'île Juan de Nova contient la plus grosse colonie de sternes fuligineuses de l'Océan Indien avec près de deux millions d'individus (Le Corre & Jaquemet 2005). L'île d'Europa accueille quant à elle quelques-unes des plus importantes colonies de frégates, paille-en-queue et fous à pied rouges de l'Océan Indien.

### *1.5.2. Des espèces sensibles*

Cependant, l'histoire de ces espèces a été marquée par l'impact négatif des activités anthropiques sur leurs populations. Pendant des décennies, en particulier du 19<sup>ème</sup> siècle jusqu'au milieu du 20<sup>ème</sup> siècle, les chasses phoquières pour la production de peaux et d'huile ont décimé les populations d'otaries à fourrure et d'éléphants de mer de Crozet et Kerguelen. Cependant, les populations ont ensuite continué à décliner, en particulier à Crozet, où la prédation des jeunes éléphants de mer par les orques est plus intense (Guinet et al. 1992). A la même période, convoités eux aussi pour leur graisse, les manchots ont également pâti d'une chasse intensive.

L'introduction du chat à Kerguelen dans les années 1950 a également causé le déclin d'un grand nombre d'espèces de pétrels nichant en terrier par prédation directe (Weimerskirch et al. 1989). L'introduction du rat à Crozet a également été néfaste à ces espèces, la prédation par les rats étant reconnue comme un facteur d'échec reproducteur majeur pour les oiseaux nicheurs à Crozet (Jouventin et al. 2003). L'introduction d'herbivores

tels que les lapins, rennes, moutons ou encore mouflons a considérablement impacté la végétation, avec des conséquences pour les pétrels nichant en terriers, en raison de la dégradation de leurs habitats de reproduction (Chapuis et al. 1994).

Enfin, ce sont les activités de pêche qui ont décimé les populations de procellariiformes à partir de l'ouverture de la pêcherie à la légine australe dans les années 70 (Weimerskirch & Jouventin 1987). La mise en place de mesures de limitation des captures accidentelles en 1995 a considérablement diminué la mortalité des oiseaux dans les palangres, mais cette mortalité reste malgré tout encore haute (Delord et al. 2005).

Dans le Canal du Mozambique, la menace principale à laquelle les oiseaux marins doivent faire face est représentée par les pêcheries industrielles. En effet, la pêche à la palangre et à la senne, ciblant principalement les espèces de thons et d'espadon ont potentiellement des effets directs et indirects sur les populations d'oiseaux. Les effets directs sont bien connus, et correspondent aux captures accidentelles sur les lignes, (principalement d'espèces australes) alors que les effets indirects sont plus difficiles à mesurer. Il s'agit en l'occurrence de l'impact, potentiellement dramatique, de la déplétion des espèces pêchées sur l'efficacité de recherche alimentaire des oiseaux qui s'associent à ces espèces de poissons pour détecter et capturer leurs proies (Danckwerts et al. 2014).

De leur côté, les îles Eparses n'ont pas non plus échappé à l'introduction d'espèces invasives telles que les chats, rats et chèvres (Russell & Le Corre 2009). Un impact direct de ces espèces a déjà été montré sur les sternes fuligineuses à Juan de Nova et les pailles-en-queue rouges à Europa (Le Corre 1998, Peck et al. 2008).

Enfin, les œufs et les adultes de certaines espèces d'oiseaux marins sont récoltés par les populations locales et utilisés comme source de protéines, en particulier les œufs de sternes qui ont été prélevés intensivement pendant des décennies. Ces prélèvements, souvent illégaux, sont parfois même estimés ne pas être viables au sein de certaines colonies (Feare et al. 2007). De plus, l'aménagement de vastes zones pour l'exploitation des cocotiers dans les îles du canal a mené à la destruction de certaines colonies de sternes.

Tous ces facteurs font des territoires austraux français des zones-clé pour la conservation. La richesse des espèces, dont la plupart présentent un statut préoccupant, assortie à la pression anthropique que représentent notamment les activités de pêche exigent une meilleure connaissance à la fois des espèces et de leur écosystème pour gérer au mieux l'avenir de ces populations.

### 1.6. Objectifs de la thèse :

C'est dans ce contexte que vient se placer ce travail de thèse. La nécessité de déterminer des hotspots de biodiversité dans ces territoires se révèle donc cruciale en raison de la coexistence d'une richesse biologique extraordinaire et d'activités humaines potentiellement néfastes pour l'équilibre de ces écosystèmes. Nous nous sommes donc ici attachés à définir des zones d'importance pour les prédateurs supérieurs au niveau des Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF). Nous avons cherché à définir le protocole le plus adapté pour mettre en évidence ces zones d'importance au travers de cas d'étude avec différentes méthodes d'acquisition de données (télémétrie, observation en mer par bateau ou avion), différentes échelles spatiales (via la précision des dispositifs télémétriques), différentes échelles écologiques (de l'espèce à la communauté) et différents écosystèmes (subantarctique et tropical).

Pour répondre à ces questions, nous avons choisi de travailler sur plusieurs espèces de prédateurs (oiseaux et mammifères marins) présentant des aires de distribution étendues afin de pouvoir échantillonner largement les habitats disponibles dans les différentes zones d'étude. Nous nous sommes intéressés en particulier à des espèces de grande taille afin d'en faciliter l'observation et l'équipement télémétrique le cas échéant.

Au cours de cette thèse, nous avons tenté de répondre aux questions suivantes :

#### **1- Quels sont les risques différentiels associés à l'espèce, au sexe et au stade d'histoire de vie de deux espèces similaires exposées aux captures accidentelles ?**

Nous avons utilisé une combinaison de différents dispositifs télémétriques, permettant l'acquisition de données à des échelles temporelles variées (du trajet alimentaire à la distribution annuelle) et présentant des degrés de précision différents (du mètre à la centaine de kilomètres) à travers une étude appliquée : le recouvrement entre la distribution de deux espèces de pétrels géants et les grandes pêcheries de l'Océan Indien Sud. Ces données ont permis d'investiguer les patrons de distribution des individus durant et en dehors de la saison de reproduction aussi bien que pendant la phase de dispersion des juvéniles et l'implication de ces différences par rapport au risque d'interaction avec les pêcheries.



## **2- Quelles sont les méthodes d'acquisition et de traitement de données les plus adaptées à l'identification de hotspots de biodiversité ?**

Dans le cadre d'une étude sur la distribution des frégates et de leurs prédateurs associés dans le canal du Mozambique, nous avons confronté différentes méthodes d'acquisition de données (télémétrie, observation en mer et survol aérien) afin de comparer les résultats obtenus à travers ces différentes méthodes. Des modèles d'habitat ont ensuite été développés pour les quatre groupes d'espèces traditionnellement associées lors de leur recherche alimentaire. Enfin, les prédictions obtenues à partir des modèles ont été confrontées aux données d'observations brutes pour comparer la conformité des résultats et les résultats de ces analyses ont permis d'identifier les zones-clé pour cette communauté de prédateurs supérieurs.

## **3- Comment caractériser des hotspots de biodiversité au sein d'une communauté de prédateurs supérieurs ?**

Nous avons ensuite étudié une communauté de prédateurs supérieurs, oiseaux et mammifères marins, se reproduisant au sein de l'archipel subantarctique de Kerguelen. Pour ce faire, nous avons utilisé différentes méthodes pour caractériser au mieux les zones où se concentraient ces espèces. L'utilisation de l'espace a été quantifiée grâce au calcul du temps passé par secteur pour chaque espèce, ces valeurs ont ensuite été standardisées et sommées pour obtenir un aperçu global de la répartition des espèces au sein de la zone d'étude. Enfin, le développement de modèles d'habitat a permis d'identifier les zones favorables pour cette communauté d'espèces à l'échelle de tout l'archipel.

A travers ces différents cas d'études, nous avons ainsi cherché à comparer les méthodes d'identification de hotspots au niveau technologique, méthodologique et analytique. La détermination de ces zones d'importance à partir d'un large panel d'espèces et dans plusieurs milieux donne d'autant plus de force à ces travaux, permettant une réflexion sur le potentiel des méthodes étudiées à être généralisable.



## **Matériel & Méthodes**

## II - MATERIEL ET METHODES

### 2.1. Zone d'étude

Au cours de ces travaux de thèses, deux milieux très contrastés au sein de l'Océan Indien ont été étudiés.

#### 2.1.1. Milieu tropical : L'océan Indien Sud-ouest

Le Canal du Mozambique, qui se trouve dans l'Océan Indien Sud-ouest, est un bras de mer bordé par l'île de Madagascar à l'Est et les côtes du Mozambique à l'Ouest. Il est délimité au Nord par l'archipel des Comores et au sud par le Cap des Courants et la pointe méridionale de Madagascar. C'est la zone qui contient une partie des Îles Eparses, situées autour de Madagascar et comprenant Europa, Juan de Nova, Bassas da India et les Îles Glorieuses, ainsi que l'île de Tromelin qui se situe quant à elle à l'Est de Madagascar (Fig. 2). Ces îles sont sous juridiction française et dépendent de l'administration des TAAFs.

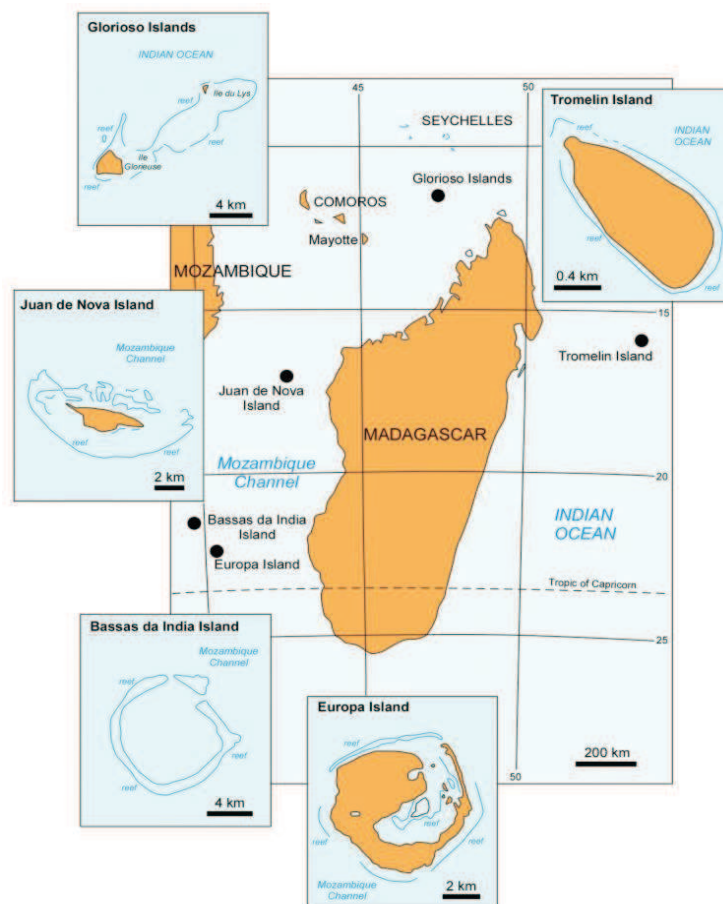


Figure 2. Localisation des Îles Eparses dans l'Océan Indien Sud-Ouest.

Ces îles représentent des sites de reproduction majeurs pour un grand nombre d'espèces d'oiseaux marins dans le Canal du Mozambique. L'île d'Europa en particulier abrite d'importantes colonies de frégates, pailles-en-queue, phaétons, fous, puffins et sternes (Le Corre & Jouventin 1997a, Le Corre 1998). De même, l'île Juan de Nova héberge la plus grande partie de la population mondiale de sternes fuligineuses, espèce largement dominante dans la zone (Le Corre & Jaquemet 2005).

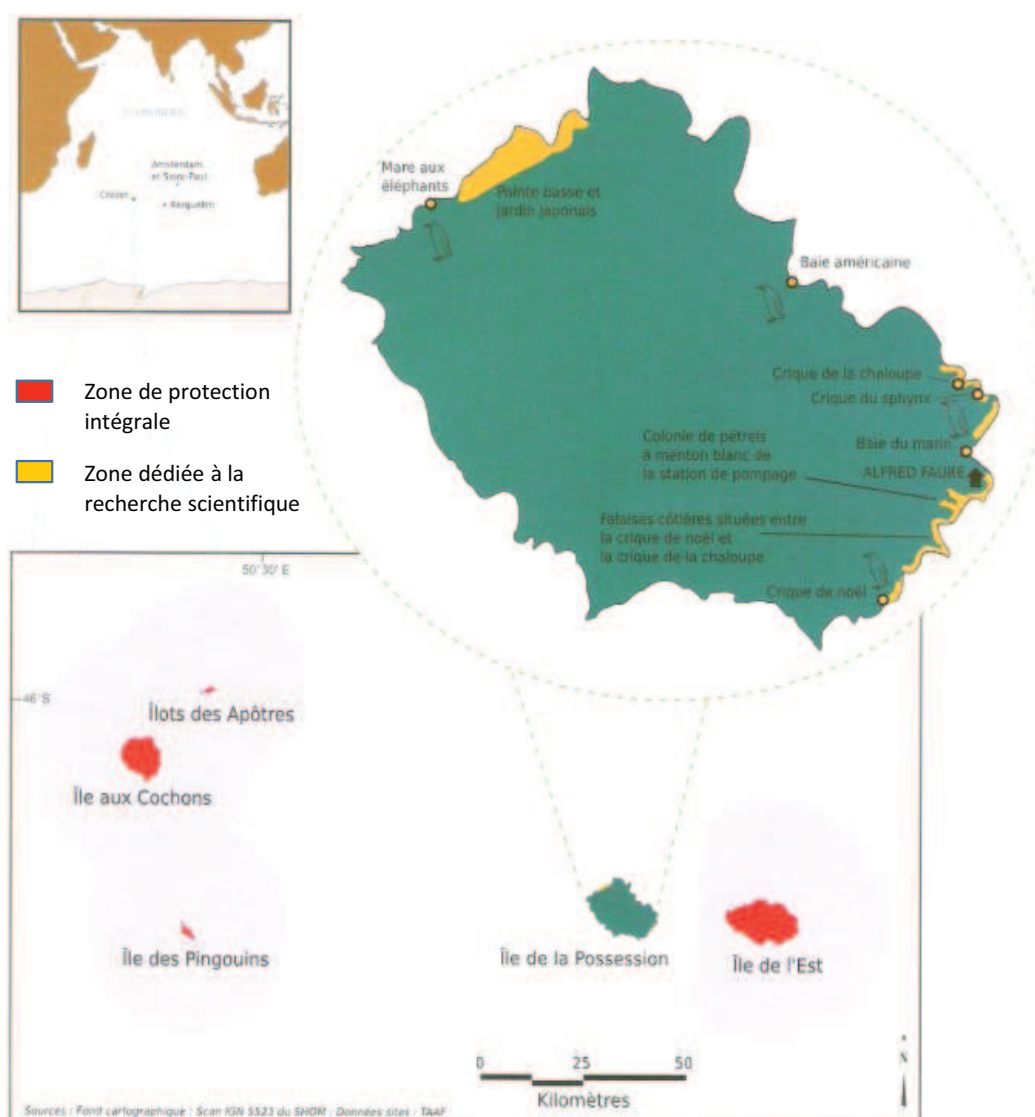
Les eaux du Canal du Mozambique sont également fréquentées par une large communauté de mammifères marins représentés en premier lieu par les delphininae (principalement des genres *Tursiops* et *Stenella*), suivis par les globicephalinae (surtout dominés par les dauphins d'Electre) et enfin des baleines à bec et des cachalots (Mannocci et al. 2014). En effet, le Canal du Mozambique représente une route migratoire pour un certain nombre d'espèces de cétacés, reliant les eaux environnant les archipels des Comores et des Seychelles aux côtes antarctiques où ces espèces vont se nourrir durant l'été austral (de Boer et al. 2002). Enfin, les eaux du canal présentent une très forte abondance en thons, ce qui donne lieu à une importante activité de pêche à la senne, ouverte en 1984 et principalement localisée dans le Nord du canal.

Cependant, malgré cette diversité biologique élevée, le Canal du Mozambique est un milieu très contraignant pour les espèces marines car il présente des ressources relativement rares et hétérogènes. C'est en effet un milieu très dynamique qui voit chaque année la création d'en moyenne 4 à 5 tourbillons dans la partie Nord du canal, qui vont dériver tout au long de l'année vers le Sud, le long des côtes du Mozambique (de Ruijter et al. 2002, Schouten et al. 2003). La circulation du canal est dominée par des tourbillons anticycloniques d'un diamètre moyen de 300km. A l'approche du plateau continental du Mozambique, grâce à des mécanismes d'advection, les tourbillons vont entraîner et concentrer à leur périphérie ces eaux néritiques riches en nutriments, favorisant ainsi le développement du zooplancton (Huggett 2014). Des espèces pélagiques vont alors venir exploiter ces zones productives pour s'alimenter, attirant à leur tour des prédateurs supérieurs (Weimerskirch et al. 2004, Tew Kai & Marsac 2010). Toutefois, les ressources qui vont ainsi s'agréger au sein de ces structures très mobiles sont difficilement prévisibles pour les prédateurs supérieurs, ce donne lieu à des adaptations morphologiques et comportementales exceptionnelles.

### 2.1.2. Zone Sub-antarctique : Les archipels de Crozet et Kerguelen

Avec les îles subtropicales d'Amsterdam et Saint-Paul, les archipels subantarctiques de Crozet et Kerguelen composent les districts austraux des TAAF.

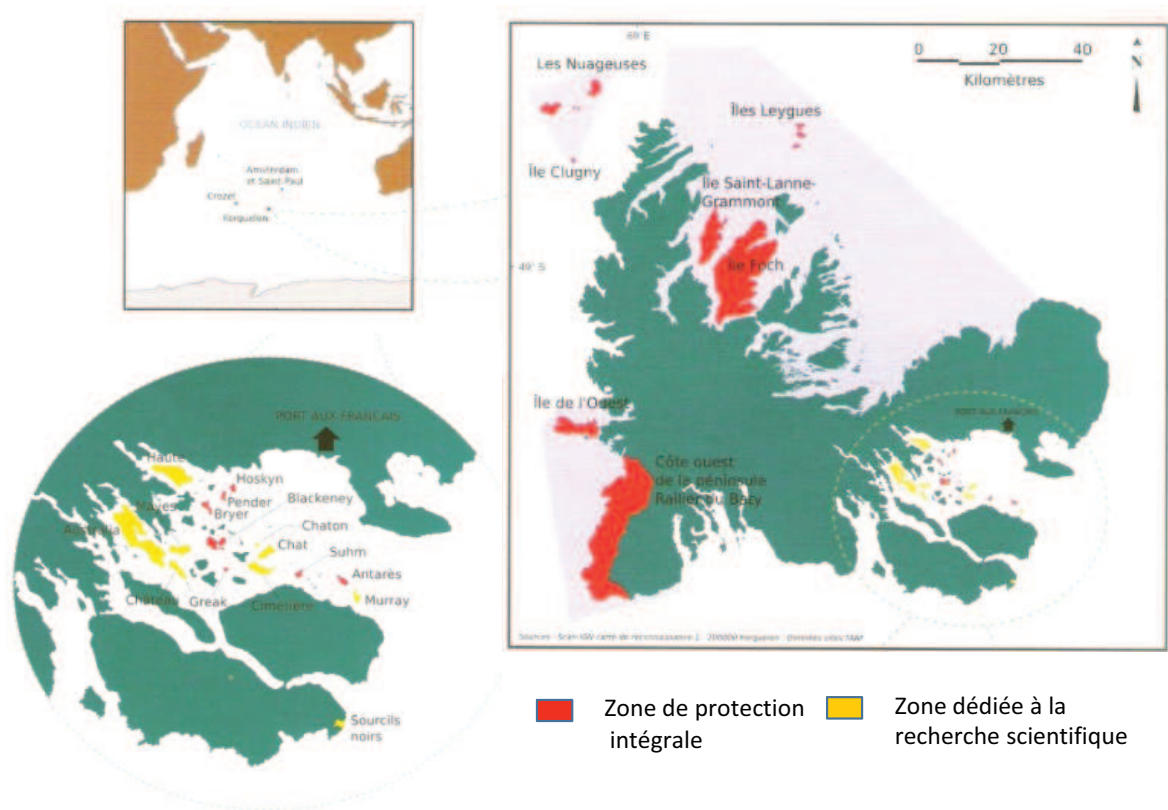
L'archipel de Crozet est composé de cinq îles d'origine volcanique, comprenant l'île de la Possession, l'île de l'Est, l'île aux Cochons, l'île aux Pingouins et l'île des Apôtres. Les quatre dernières sont classées en tant que réserves intégrales et sont de ce fait interdites d'accès. L'île de la Possession, quant à elle, abrite la base scientifique et militaire Alfred Faure située sur la côte Est (Fig. 3).



**Figure 3. La réserve naturelle de l'archipel de Crozet**

L'archipel de Kerguelen est quant à lui formé par une île principale, la Grande Terre, entourée de plus de trois cents îles (Fig. 4). Il repose sur la partie Nord d'un large plateau

volcanique qui abrite également les îles australiennes de Heard et McDonald. La base de Port-aux-Français se trouve sur la Grande Terre, dans la partie abritée formée par le Golfe du Morbihan, qui rassemble la plus grande partie des îles de l'archipel.



**Figure 4. La réserve naturelle de l'archipel de Kerguelen**

Ces deux archipels représentent une zone de reproduction privilégiée pour un grand nombre d'espèces d'oiseaux et de mammifères marins (Weimerskirch et al. 1986, Weimerskirch et al. 1989, Jouventin & Weimerskirch 1990a). En effet, bien que la zone subantarctique soit un milieu dynamique où les ressources sont hétérogènes, les prédateurs supérieurs utilisent des structures océanographiques plus ou moins persistantes qui vont tendre à agréger leurs proies. Ainsi, les systèmes frontaux, les tourbillons et les zones de plateau vont être des cibles privilégiées dans les stratégies d'alimentation d'un grand nombre d'espèces de prédateurs marins (Bost et al. 2009, Bailleul et al. 2010, O'Toole et al. 2014).

Le mécanisme qui structure majoritairement la circulation de l'Océan Austral est le Courant Circumpolaire Antarctique (ACC). Cette masse d'eau qui s'écoule autour du continent Antarctique en direction de l'Est est elle-même composée de plusieurs masses

d'eau aux paramètres physiques et chimiques bien distincts. Les interfaces de ces différentes masses d'eau forment respectivement, du Nord au Sud, les fronts subtropical (SSTF), subantarctique (SAF) et polaire (PF) (Orsi et al. 1995). Notamment grâce à des mécanismes d'advection, ces structures frontales sont bien connues pour favoriser localement la productivité primaire et la biomasse (Lutjeharms et al. 1985, Pakhomov & Froneman 2000, Pollard et al. 2002, Murphy et al. 2004).

Les plateaux des archipels de Crozet et Kerguelen, quant à eux, représentent deux des rares barrières physiques à l'ACC. Cette particularité est à l'origine de la « plume » que l'on retrouve à l'Est des deux archipels, dans la zone où le courant entraîne les nutriments présents sur les plateaux (en particulier le fer, qui est limitant dans l'Océan Austral), fertilisant ainsi les eaux avoisinantes et entraînant des blooms phytoplanctoniques saisonniers (Blain et al. 2001, Seeyave et al. 2007, Mongin et al. 2008, Sanial et al. 2014). Ces conditions favorables autour des plateaux de Crozet et Kerguelen donnent lieu à une importante pêche à la palangre, ciblant notamment la légine australe *Dissostichus eleginoides*, au sein des Zones Economiques Exclusives (ZEEs) des deux archipels. Cette pêche intensive a longtemps causé un nombre important de captures accidentelles, en particulier chez les oiseaux marins appartenant à la famille des procellariiformes (Delord et al. 2005).

## 2.2. Modèles biologiques

### *2.2.1. Milieu tropical*

- Frégates



Les deux espèces de frégates qui se reproduisent dans le Canal du Mozambique sont la frégate ariel (*Fregata ariel*) et la frégate du Pacifique (*Fregata minor*). Les principales colonies de frégates se trouvent quasi-exclusivement sur l'île d'Europa, dans le centre du Canal, avec un peu plus d'un millier de couples reproducteurs pour chacune des espèces (Le Corre & Jaquemet 2005). Le statut UICN de ces deux espèces est classé en « Préoccupation Mineure », mais leurs populations



mondiales sont toutes deux en déclin (BirdLife International 2012). Toutefois, les tendances populationnelles de ces deux espèces dans la zone du Canal sont encore inconnues.

Les frégates sont des espèces particulièrement bien adaptées à leur milieu. En effet, ce sont d'excellents voiliers, qui disposent d'une surface alaire très importante pour un poids n'excédant pas 2kg, ce qui leur confère la plus faible charge alaire parmi les oiseaux marins. Cette spécificité leur permet donc de couvrir de très vastes étendues pour un coût énergétique très faible, ce qui est particulièrement utile dans un milieu dynamique où les ressources sont peu prédictibles. Malgré la pratique marginale de klepto-parasitisme et de prédation de jeunes tortues durant la période d'éclosion (Le Corre & Jouventin 1997b), les frégates se nourrissent quasi-exclusivement de ressources marines capturées en pleine mer et principalement d'exocètes (poissons volants) mais aussi dans une moindre mesure de calmars et de petits crustacés (Weimerskirch et al. 2004). Cependant, leur plumage perméable ne leur permettant pas de se poser sur l'eau, elles ont donc développé la capacité de rester en mer en vol pendant des semaines sans jamais se poser (Weimerskirch et al. 2003a). Elles utilisent une stratégie de recherche de nourriture particulière, en s'associant avec des prédateurs de sub-surface (thons et delphinidés) qui créent des opportunités d'alimentation en agrégeant les proies à la surface de l'eau lorsqu'ils les poursuivent. De nombreuses autres espèces d'oiseaux marins profitent de ces événements, formant alors de larges flocs multi-spécifiques.

Les frégates se reproduisent tout au long de l'année sur l'île d'Europa, ce qui est en partie dû à un cycle reproducteur très long chez ces espèces. On observe toutefois un pic de présence d'oiseaux en parade et en incubation à la fin de l'hiver austral (Le Corre 2001).

- Sternes brunes

Le groupe des sternes brunes, composé majoritairement par les sternes fuligineuses *Sterna fuscata*, représente le taxon le plus abondant au sein du Canal du Mozambique (i.e., 99% des oiseaux marins présents dans la zone), avec trois colonies majeures situées à Europa



© Pål A. Olsvik

(760 000 couples reproducteurs), Juan de Nova (2 millions de couples) et dans l'archipel des îles Glorieuses (270 000 couples) (Le Corre & Jaquemet 2005). Le statut de conservation des sternes brunes est classé en tant que « Préoccupation Mineure » par l'UICN, bien que leur

tendance de population globale soit inconnue à l'heure actuelle (BirdLife International 2012). En ce qui concerne les populations de l'Océan Indien Sud-Ouest, si celle nichant sur l'île d'Europa est relativement stable, les colonies de Juan de Nova et des îles Glorieuses ont longtemps souffert des perturbations anthropiques à travers le braconnage, la culture extensive des cocotiers, l'exploitation du guano ou encore la récolte des œufs et des adultes de sternes brunes pour la consommation des populations locales (Feare et al. 2007).

Les sternes brunes ont un cycle reproducteur saisonnier dans le Canal du Mozambique, mais présentent une saisonnalité inversée entre les deux plus grandes colonies. En effet, les sternes brunes nichant sur l'île d'Europa se reproduisent entre juillet et octobre tandis que les sternes de la colonie de Juan de Nova se reproduisent entre novembre et mars (Le Corre 2001). Les sternes brunes pondent un seul œuf (Ricklefs & White 1981). Les colonies sont habituellement désertées à la fin de la saison de reproduction.

Ces différences phénologiques se reflètent également dans les proportions de proies présentent dans le régime alimentaire des sternes brunes. A Europa, où les oiseaux sont des reproducteurs hivernaux, ils se nourrissent majoritairement d'exocètes et de calmars volants (Jaquemet et al. 2008) qu'ils pêchent quasi-exclusivement en association avec les thons (Jaquemet et al. 2004). A Juan de Nova en revanche, où les oiseaux se reproduisent en été, ce sont les larves de poissons qui dominent dans leur régime alimentaire.

- Fous



On trouve deux espèces de fous tropicaux dans le Canal du Mozambique, le fou à pieds rouges *Sula sula* et le fou masqué *Sula dactylatra*. Environ 3 000 couples de fous à pied rouges nichent sur l'île d'Europa (Le Corre & Jaquemet 2005) tandis que quelques dizaines de couples de fous masqués se reproduisent dans les Comores. Ces deux espèces sont classées « Préoccupation Mineure » sur la liste rouge de l'UICN, bien que leurs populations mondiales soient toutes deux en déclin (BirdLife International 2012).

A l'inverse de la plupart des oiseaux marins du canal, ces espèces de petite taille (70 à 90cm) montrent une aire d'alimentation relativement restreinte autour de leur colonie pendant la période de reproduction (max. 250km) (Weimerskirch et al. 2005, Weimerskirch et al. 2008). Cependant, les fous à pied rouges comptent parmi les plus pélagiques des

espèces de fous tropicaux (Nelson & Busby 1978). Ces oiseaux dépendent principalement des calmars volants et exocètes (Cherel et al. 2008) qu'ils attrapent aussi bien en vol que sous la surface de l'eau grâce à des plongeurs spectaculaires allant jusqu'à 2.5 mètres de profondeur (Weimerskirch et al. 2005). Ils profitent fréquemment de la présence des prédateurs de sub-surface qui agrègent leurs proies pour s'alimenter.

Les fous à pied rouges pondent un seul œuf entre juillet et octobre, et l'envol du poussin a lieu entre décembre et janvier. Toutefois, les oiseaux peuvent être présents toute l'année sur les colonies (Le Corre 2001).

### 2.2.2. Milieu subantarctique

#### ▪ Pétrels géants

Les deux espèces jumelles de pétrels géants, subantarctique (*Macronectes halli*) et antarctique (*Macronectes giganteus*) se reproduisent de façon sympatrique sur plusieurs archipels subantarctiques parmi lesquels ceux de Crozet et Kerguelen. Ces espèces sont très proches morphologiquement, l'espèce subantarctique étant



légèrement plus grande que l'espèce antarctique. On peut également différencier les deux espèces grâce à la coloration rouge brique de l'extrémité du bec chez l'espèce subantarctique tandis que les individus de l'espèce antarctique arborent une couleur vert pâle (Hunter 1987). Chez les pétrels géants, le dimorphisme sexuel est très marqué avec des mâles en moyenne 20% plus grands que les femelles.

Les deux espèces de pétrels géants présentent un statut de conservation UICN classé en tant que « Préoccupation Mineure » (BirdLife International 2012). Les populations mondiales des deux espèces sont en augmentation même si les tendances locales sont plus contrastées. En ce qui concerne les populations de Crozet et Kerguelen, les pétrels géants antarctiques ont connu une augmentation régulière au cours des deux dernières décennies alors que les pétrels géants subantarctiques ont montré des variations plus importantes dans leurs effectifs. On estime à 1000 couples la population reproductrice de pétrels géants antarctiques à Crozet, contre moins d'une dizaine de couples à Kerguelen (Patterson et al.

2008). Les derniers comptages en 2011 ont fait état d'environ 500 couples de pétrels géant subantarctiques à Crozet.

Les cycles phénologiques de ces deux espèces sont légèrement décalés, ce qui représente le principal verrou à leur hybridation qui est rare quoique possible puisque les deux espèces nichent souvent au sein de colonies mixtes. Chez l'espèce antarctique, la ponte de l'œuf a lieu en septembre alors que l'espèce subantarctique commence l'incubation en octobre.

Ces deux espèces représentent les principaux charognards de l'Océan Austral et exploitent extensivement les carcasses de manchots et de phoques mais s'alimentent également à partir de ressources marines, représentées principalement par les poissons et crustacés (Ridoux 1994). La proportion de proies marines est par ailleurs plus importantes chez l'espèce antarctique. Des différences de régime alimentaire sont également connues entre mâles et femelles, avec des femelles consommant une proportion plus importante de ressources marines (Forero et al. 2005). Les pétrels géants présentent également une forte tendance à suivre les bateaux de pêche pour s'alimenter sur les appâts des palangres. Ce comportement les a ainsi exposés à d'importants problèmes de capture accidentelle (Delord et al. 2005).

- Grand albatros



Le grand albatros *Diomedea exulans* est la plus grande espèce d'albatros avec une envergure moyenne de plus de 3m pour une dizaine de kg, ce qui en fait un excellent voilier. Il utilise largement les vents forts qui soufflent inlassablement dans l'Océan austral pour parcourir de vastes distances à moindre coût

énergétique (Adams et al. 1986), ce qui lui permet de se nourrir dans des zones parfois extrêmement distantes des colonies, et ce même pendant la période de reproduction (Weimerskirch et al. 1993). Son régime alimentaire est principalement composé de céphalopodes et de poissons ainsi que, dans une moindre mesure, de crustacés (Cooper et al. 1992) qu'il attrape à la surface de l'eau, sa grande envergure ne lui permettant pas de plonger. L'exploitation de cadavres de céphalopodes flottants semble également compter pour beaucoup dans le régime alimentaire du grand albatros (Cherel & Klages 1998).

Les grands albatros nichent habituellement au sein de colonies situées dans de vastes étendues dégagées. La saison de reproduction débute fin décembre avec la ponte d'un unique œuf qui fera l'objet de soins de façon alternée par les deux parents. L'envol du poussin a généralement lieu en novembre. C'est cette période d'élevage particulièrement longue qui contraint le grand albatros à une reproduction biennale. Durant l'année sabbatique qui sépare deux saisons de reproduction, les oiseaux se dispersent alors largement autour de l'Océan Austral (Weimerskirch & Wilson 2000).

Le statut de conservation UICN de l'espèce est considéré « Vulnérable », avec des populations mondiales en déclin (BirdLife International 2012). Dans les années 90, les comptages faisaient état d'environ 1500 couples reproducteurs, localisé principalement sur la péninsule Courbet, avec une tendance à l'augmentation (Shirihai & Kirwan 2008).

- Albatros à sourcils noir

Cet albatros (*Thalassarche melanophris*) de taille moyenne (80-95cm) niche en colonies denses sur les falaises escarpées, souvent en compagnie d'autres espèces d'albatros ou de manchots (Shirihai & Kirwan 2008). Contrairement au grand albatros, l'albatros à sourcils noirs se reproduit chaque année. La



période de reproduction commence en octobre. L'éclosion de l'œuf unique a lieu au début du mois de janvier et le poussin s'envole environ 4 mois après. En dehors de la période de reproduction, les oiseaux quittent les colonies pour se disperser dans l'Océan Indien (Weimerskirch et al. 1985).

L'albatros à sourcils noirs se nourrit essentiellement de poissons, notamment de juvéniles de légine australes (Cherel et al. 2000) et de céphalopodes qu'ils capture à la surface de l'eau ainsi que, dans une moindre mesure, de charognes de manchots (Cherel & Weimerskirch 1995, Inchausti et al. 2003). Il utilise principalement la zone néritique et les bords de plateaux pour trouver ses proies (Cherel et al. 2000), prospectant rarement à des distances de plus de 250km de ses colonies durant la période de reproduction (Weimerskirch et al. 1997b). Cette espèce utilise volontiers les palangriers pour obtenir des ressources supplémentaires, ce qui l'expose à des risques de capture accidentelle (Delord et al. 2005).

L'albatros à sourcils noirs est considéré comme une espèce « Quasi-menacé » par l'IUCN, avec une tendance populationnelle globale à la décroissance. A Kerguelen, un peu plus de 3000 couples reproducteurs étaient dénombrés en 1995, pour la plupart sur l'île de Croy et dans la colonie du Canyon des Sourcils Noirs (Shirihai & Kirwan 2008).

▪ Manchot royal



Le manchot royal *Aptenodytes patagonicus* est le second plus grand représentant parmi les manchots, avec une taille de près d'un mètre pour une dizaine de kg. Cette espèce est répartie sur la majorité des îles et archipels subantarctiques de l'Océan Austral.

Lors de la période de reproduction, les manchots royaux forment des colonies comprenant plusieurs dizaines de milliers de couples. A partir de fin décembre/début janvier, les parents alternent l'incubation de leur œuf, réalisant des voyages alimentaires d'une quinzaine de jours pendant que le second partenaire jeûne sur l'œuf. Quelques semaines plus tard, les poussins nouvellement éclos sont gardés alternativement par leurs parents puis, environ un mois après leur naissance, ils commencent à former des crèches rassemblant des centaines de jeunes, permettant ainsi aux parents de partir s'alimenter de façon simultanée. Les poussins vont ensuite entamer une période de jeûne durant l'hiver austral, avant de commencer leur mue en novembre (Weimerskirch et al. 1992). Dû à ce cycle reproductif très long, les colonies sont occupées tout au long de l'année.

Les proies principales des manchots royaux sont les myctophidés, communément appelés poissons-lanternes (Raclot et al. 1998), qu'ils vont chercher jusqu'à plusieurs centaines de mètres sous la surface de l'eau durant leurs plongées diurnes (Bost et al. 2002). Les manchots royaux capturent préférentiellement leurs proies au cours de la journée même si ils chassent également durant la nuit.

Le manchot royal est classé en tant que « Préoccupation Mineure » sur la liste rouge de l'IUCN, avec des populations mondiales qui montrent une tendance à l'augmentation (BirdLife International 2012). A Kerguelen, la plus importante colonie qui se trouve sur la péninsule Courbet regroupe environ 100 000 paires (Bost et al. 2011).



▪ Otarie à fourrure

L'otarie à fourrure de Kerguelen, *Arctocephalus gazella*, est une espèce extrêmement dimorphique avec des mâles pesant jusqu'à 200kg pour une taille pouvant atteindre 2m tandis que les femelles excèdent rarement 50kg. Le statut de conservation de cette espèce est considéré



comme une « Préoccupation Mineure » par l'UICN avec une tendance de population mondiale à l'augmentation (Hofmeyr 2014). A Kerguelen, les otaries ont longtemps été chassées pour leur fourrure, et leurs populations n'ont pas encore atteint à l'heure actuelle les tailles observées avant le début des grandes chasses phoquières.

Pendant la saison de reproduction, qui commence en décembre, les otaries à fourrure vivent en harem. Un à deux jours après son arrivée sur la colonie, la femelle met au monde un unique petit, conçu au cours de la saison de reproduction précédente, qu'elle allaite pendant une période d'environ 10 jours pendant laquelle elle sera à nouveau fécondée par le mâle dominant. La femelle repart ensuite en mer pour restaurer ses réserves énergétiques, et va régulièrement effectuer des trajets en mer pendant la lactation de son petit, qui dure environ 4 mois.

Le régime alimentaire des otaries à fourrure est composé quasi-exclusivement d'espèces de myctophidés (Cherel et al. 1996). Toutefois on retrouve également des céphalopodes et des crustacés à hauteur de 5% dans leur régime alimentaire. Les mâles peuvent également se nourrir occasionnellement de manchots. Les otaries se nourrissent de façon préférentielle durant la nuit, lorsque leurs proies remontent à la surface suivant leur cycle de migration nycthémeral (Croxall et al. 1985).

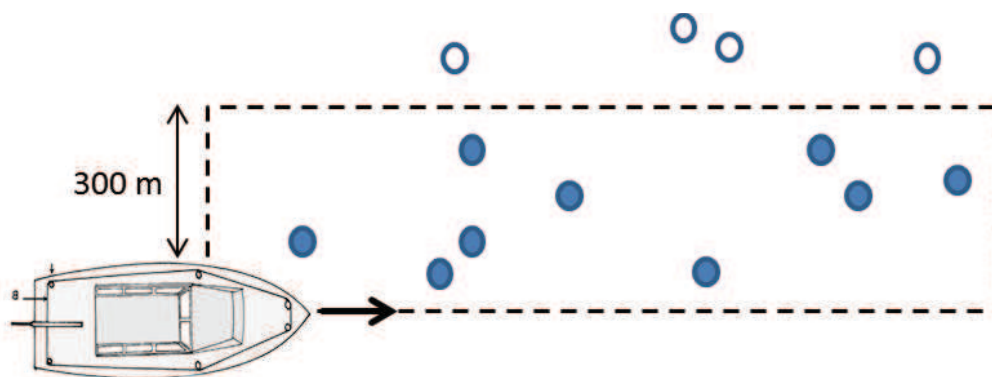
## 2.3. Etude de la distribution en mer

### *2.3.1. Observations en mer*

#### ➤ Bateau

Les observations en mer ont, de tout temps, été une méthode très utilisée dans l'étude de la distribution des espèces marines. La toute première campagne a été menée dans les

années 20 par Jespersen (1924) pour dénombrer les oiseaux marins au cours d'une traversée transatlantique. De nombreuses autres campagnes se sont ensuite multipliées, mais il faudra attendre les années 80 pour qu'un protocole standardisé de comptage soit proposé par Tasker (1984). Il a ainsi défini une méthode de comptage basé sur un transect en bande de 300m de large à partir du point d'observation, situé sur l'un ou les deux côtés du bateau suivant le nombre d'observateurs, pendant des périodes successives de 10 minutes présentant des conditions d'observation homogènes. La direction des oiseaux en vol peut être renseignée pour éviter de compter plusieurs fois les oiseaux qui tournent autour du bateau. En prenant en compte la vitesse du bateau, qui tend à rester constante lors des périodes d'observation, il est alors possible de calculer la densité d'oiseaux par  $\text{km}^2$  (Fig. 5).



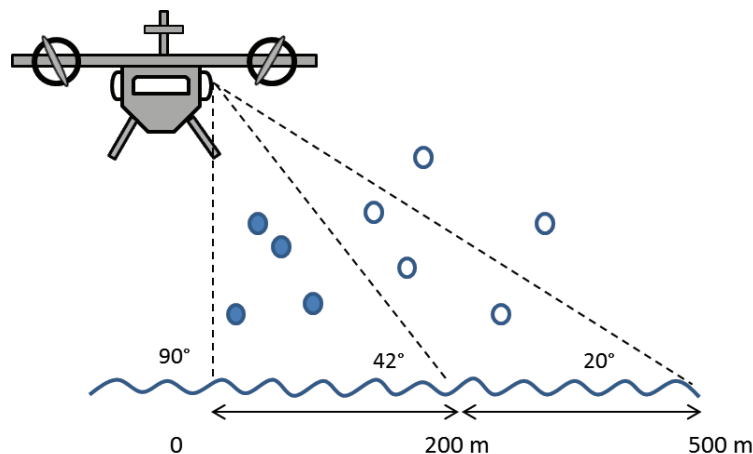
**Figure 5. Protocole de comptage sur transect en bande par bateau. Les cercles bleus représentent les individus comptés et les cercles blancs, les individus ignorés.**

#### ➤ Avion

La prospection par avion est plus récente, et les premières campagnes ont été initiées au milieu des années 70 par Briggs (1981) dans le cadre de l'étude de la distribution des pélicans bruns au large des côtes de Californie. Il a par la suite défini des limites pour l'étude optimale de l'intégralité des taxons rencontrés lors des survols, en suggérant une altitude comprise entre 50 et 200m, une vitesse inférieure à 200km/h et des transects n'excédant pas 200 mètres de large (Briggs et al. 1985a).

Dans cette étude, les observations ont été faites dans une bande de 200m déterminée grâce à l'angle calculé à partir de la verticale du hublot-bulle où se place l'observateur, à une altitude de 183m et à une vitesse moyenne de 170km/h (Fig. 6).





**Figure 6. Protocole de comptage sur transect en bande par avion. Les cercles bleus représentent les individus comptés et les cercles blancs, les individus ignorés.**

➤ Méthode du distance sampling

Pour pallier à la différence de détection des individus suivant leur distance au support d'observation, la méthode du distance sampling est appliquée pour corriger ce biais. En effet, les individus proches du support auront plus de chance d'être détectés par l'observateur que les individus qui sont le plus éloignés. C'est en prenant en compte ce facteur que la méthode du distance sampling applique aux comptages une fonction de détection diminuant avec la distance, pour corriger le nombre d'observations estimées final (Buckland et al. 2001).

➤ Avantages et limitations

L'avantage principal des campagnes d'observations en mer est de fournir une image de l'ensemble d'une communauté à un instant  $t$ , mettant en évidence les associations entre espèces et les comportements (transit vs. alimentation). Cette méthode a été largement utilisée dans les études de distribution en mer d'oiseaux, de grands poissons et de mammifères marins à différentes échelles temporelles et spatiales (Joiris 2000, Jaquemet et al. 2004, Mannocci et al. 2014).

Les principales limitations de cette méthode reposent sur les différences liées aux observateurs, les facteurs météorologiques qui empêchent parfois la réalisation des comptages (nuages, reflets, état de la mer). De plus le comportement des oiseaux face à un support d'observation n'est pas systématiquement neutre, avec des espèces ayant tendance à être attirées ou au contraire repoussées par la présence d'un bateau ou d'un avion, ce qui donne lieu à des biais d'estimation. Le choix de la plateforme d'observation, bateau ou avion, offre des avantages et des inconvénients différents. Les campagnes par bateau permettent

des longues périodes d'observation et autorisent une plus grande précision dans l'identification des espèces. Cependant les survols aériens sont moins coûteux et permettent de couvrir de grandes surfaces plus rapidement malgré une autonomie limitée (Camphuysen et al. 2004).

### *2.3.2. Biologging*

Le biologging est le volet de l'écologie qui s'intéresse à la mesure des paramètres biologiques d'individus sauvages grâce à l'utilisation de dispositifs électroniques miniaturisés. Le terme, introduit en 2004, correspond à la contraction des termes anglais 'biological' et 'logging', le second terme étant un dérivé de l'appellation des tout premiers dispositifs d'enregistrement (Naito). Les débuts de cette discipline ont lieu à la fin des années 50, avec le développement de radio-transmetteurs miniaturisés pour un usage interne aux animaux (LeMunyan et al. 1959). Ce sont ensuite des dispositifs externes, fixés sur des harnais ou des colliers, qui ont été utilisés pour déterminer le domaine vital de petits mammifères (Cochran & Lord 1963). Enfin, à partir des années 70, les études de biologging sont déjà largement répandues.

Le biologging offre un grand nombre de possibilités aux études sur les animaux sauvages (Ropert-Coudert & Wilson 2005). Cette branche autorise en effet la collecte d'information sur des paramètres aussi variés que le rythme cardiaque, la profondeur de plongée, l'ingestion de proies ou encore la mortalité des individus (Woakes et al. 1995, Wilson et al. 1996, Ancel et al. 1997, Horning & Mellish 2002).

La télémétrie en particulier représente une des applications majeures du biologging. Elle a en effet révolutionné l'étude de la distribution en permettant la collecte d'informations en continu sur les déplacements d'individus d'âge, de sexe, de statut reproducteur et de provenance connus, permettant l'investigation plus précise de la stratégie de recherche alimentaire, de migration ou de dispersion à l'échelle individuelle. Plusieurs types de dispositifs télémétriques ont été développés au cours de l'expansion de cette discipline : la VHF (Very High Frequency) en a été le précurseur suivie de développement de la technologie ARGOS dans les années 80 (Jouventin & Weimerskirch 1990b), puis de l'utilisation des GLS et des GPS dans les études de distribution. Ces différents dispositifs présentent des avantages et des inconvénients inhérents à la technologie utilisée.

➤ GLS (Global Location Sensing)

- Principe

L'utilisation de GLS repose sur le calcul de la longitude et de la latitude à partir de courbes de lumière ambiante enregistrées par le capteur photosensible inclus dans le dispositif (Wilson et al. 1992, Afanasyev 2004). Grâce à une horloge interne, la longitude est estimée à partir de l'heure du midi et du minuit local tandis que la latitude est estimée à partir de la durée du jour (Fig. 7). Le GLS fournit ainsi deux localisations par jour (correspondant au midi et minuit).

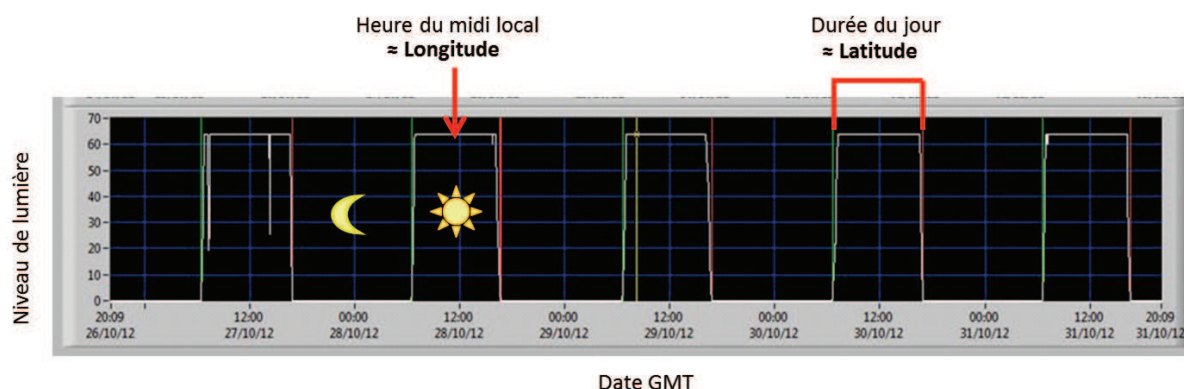


Figure 7. Exemple de courbe de niveau de lumière issue d'un capteur GLS

Les GLS sont le plus souvent couplés à des capteurs d'immersion, fournissant les données d'activité des individus équipés. Ces capteurs possèdent deux électrodes qui, lorsqu'elles sont immergées dans l'eau salée, laissent passer un signal électrique correspondant à un test positif. Le capteur enregistre les résultats des tests, réalisés toutes les 3 secondes, et restituent le nombre de tests positifs par intervalle de 10 minutes, prenant donc une valeur comprise entre 0 (animal en vol ou à terre) à 200 (animal posé sur l'eau en continu). A la fin d'un intervalle de 10 minutes passé continuellement immergé, une mesure de température de l'eau est effectuée par le capteur.

- Avantages et inconvénients

Les GLS sont peu coûteux et très légers, permettant ainsi d'équiper même des espèces de petite taille (González-Solís et al. 2009, Quillfeldt et al. 2014). De plus, leur autonomie est très importante (jusqu'à plusieurs années). La technique permet de ce fait d'étudier la distribution des individus hors période de reproduction, lorsqu'ils ne sont d'ordinaire plus accessibles car dispersés en mer (Catry et al. 2011, Staniland et al. 2012). Cependant, la précision de ces appareils est assez limitée ( $\approx 180\text{km}$ ) d'autant plus en période

d'équinoxe quand le jour et la nuit ont la même durée et qu'il est donc très difficile d'estimer la latitude de l'animal. Toutefois, grâce aux données de température et grâce à la stratification latitudinale forte des masses d'eau dans l'Océan Indien, il est possible de corriger les positions grâce aux températures enregistrées par le capteur.

Un des principaux inconvénients présentés par les GLS repose sur le fait que les informations sont stockées dans l'appareil, ce qui nécessite la recapture de l'individu équipé pour disposer de ses données.

- Traitement des données

Les données issues du GLS sont d'abord extraites grâce à une interface dédiée. C'est ensuite le logiciel BASTrack, développé par le British Antarctic Survey, qui permet de générer trois fichiers regroupant respectivement les données de lumière, d'activité et de température. Les transitions des courbes de lumières sont ensuite visualisées et identifiées grâce au logiciel TransEdit, et c'est pour finir le logiciel BirdTracker qui permet de convertir les transitions jour/nuit en données de longitude et latitude.

Pour pallier à la l'imprécision des localisations GLS, les données ont d'abord été corrigées par la température. Les données de températures mesurées lorsque le GLS était immergé ont été mises en relation avec les données satellitaires issues du site de la NOAA ([www.coastwatch.pfeg.noaa.gov/erddap/griddap.html](http://www.coastwatch.pfeg.noaa.gov/erddap/griddap.html)) en fonction de la date, de l'heure et de la longitude de la position correspondante. La latitude moyenne correspondante à la masse d'eau ainsi identifiée est ensuite substituée à la latitude calculée par BirdTracker. Ensuite, afin de corriger également les localisations pour lesquelles aucune donnée de température n'était disponible, les localisations ont été filtrées sur la base de la vitesse maximum vraisemblable pour l'espèce (McConnell et al. 1992).

➤ ARGOS

- Principe

Le système ARGOS est un système de géolocalisation satellitaire développé à la fin des années 1970. Grâce à un réseau de 4 à 5 satellites à orbite polaire basse, les données de localisation des individus sont transmises en temps réel à chaque passage de satellite au-dessus de l'émetteur, avec des précisions moyennes allant de quelques centaines de mètres à 1km (Hays et al. 2001). Le système ARGOS repose sur l'effet Doppler, qui repose sur la déformation des ondes transmises en continu à une fréquence donnée en fonction du mouvement relatif des plateformes émettrice et réceptrice (Fig. 8). Le système ARGOS est

exploité par le CLS (Collecte Localisation Satellite), une filiale du CNES (Centre National d'Etudes Spatiales), qui centralise et traite les données pour l'ensemble du globe.

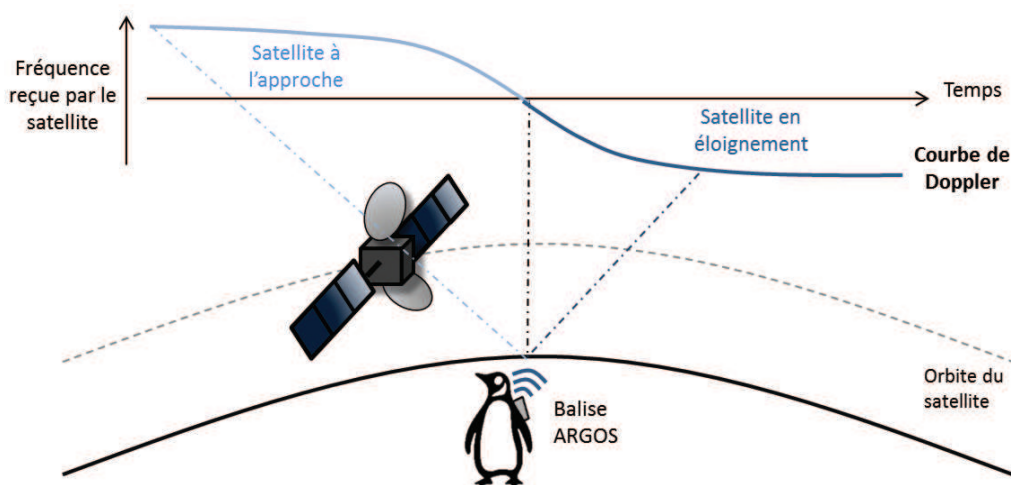


Figure 8. Illustration de l'effet Doppler utilisé par le système ARGOS pour localiser les balises

- Avantages et inconvénients

Ce système de transmission de données permet la pose de balises à perte sur les animaux puisqu'il n'est pas nécessaire de récupérer la balise. De ce fait, il a autorisé l'étude à fine échelle des mouvements d'individus juvéniles ou en période d'hivernage (Ganusevich et al. 2004, Mansfield et al. 2009). Les plateformes ARGOS bénéficient d'une autonomie modérée (de l'ordre de quelques semaines à quelques mois) qui peut être rallongée grâce à l'adjonction de panneaux solaires ou au fonctionnement en duty-cycle (alternance de périodes ON/OFF pré-programmées). De plus, les avancées en matière de miniaturisation ont permis de développer des balises très légères (quelques grammes) permettant d'équiper même des espèces de très petite taille (e.g. Puffin des Baléares, Louzao et al. 2012). Le principal inconvénient des balises ARGOS est leur prix élevé qui limite le nombre de dispositifs pouvant être déployés.

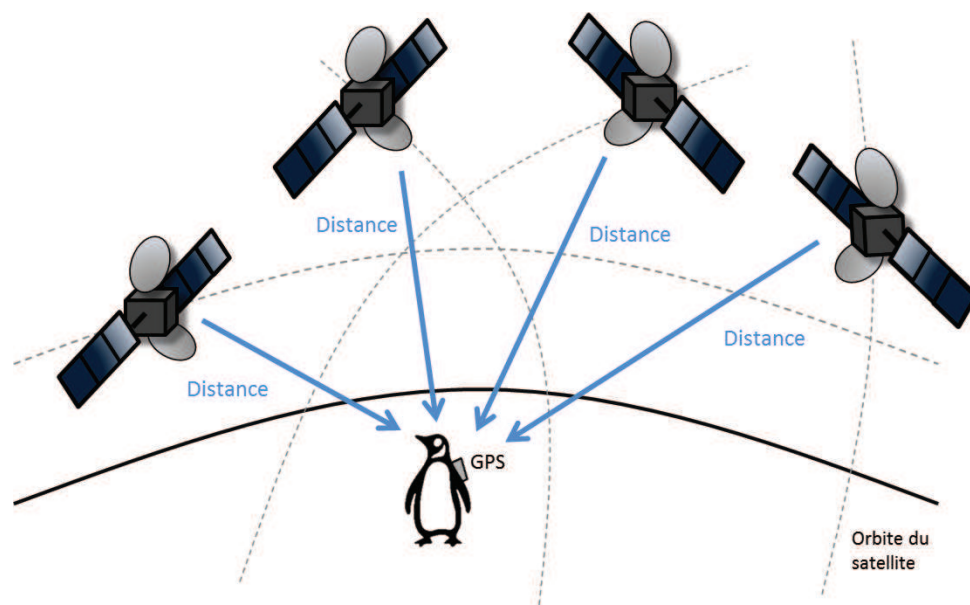
- Traitement des données

Les données ARGOS ont d'abord été filtrées sur la base de la vitesse maximum vraisemblable (McConnell et al. 1992). Ensuite, les débuts et fin de trajets alimentaires ont été identifiés, afin de considérer chaque trajet séparément dans les analyses. Les localisations à terre ont également été éliminées pour ne pas donner surestimer le poids de la colonie dans les analyses.

## ➤ GPS (Global Positioning System)

### • Principe

Le système GPS repose sur l'utilisation d'une constellation de 24 satellites, en orbite haute autour de la Terre depuis 1995, pour calculer la position d'un récepteur n'importe où sur le globe à une précision encore inégalée, de l'ordre de quelques mètres (Von Hünerbein et al. 2000). Le calcul de cette position nécessite de recevoir des mesures provenant de 4 satellites. En estimant une pseudo-distance dérivée de la différence entre l'heure d'émission et l'heure de réception du signal produit par les satellites, le récepteur GPS est capable de calculer sa position dans les trois dimensions (Fig. 9).



**Figure 9. Illustration du calcul de la localisation tridimensionnelle par un récepteur GPS**

### • Avantages et inconvénients

Les GPS ont commencé à être utilisés dans le cadre du biologging sur des mammifères marins à la fin des années 90 (Sisak 1998) et sur les oiseaux au début des années 2000 (Weimerskirch et al. 2002). Le principal avantage de ces appareils, en plus de leur très haute précision, est la possibilité pour le récepteur de mettre à jour sa position à une fréquence extrêmement élevée (jusqu'à une seconde) (Kaplan & Hegarty 1996). L'utilisation des GPS rend ainsi possible l'étude des mouvements à très fine échelle. De plus, la technologie s'étant largement démocratisée, les coûts de ces dispositifs étant très modérés. Les progrès de miniaturisation ont également permis l'équipement d'espèces de petite taille. Cependant, les GPS stockent les données ce qui exige la recapture de l'individu

équipé pour accéder à ses données de localisation. De plus, la recherche et la communication permanente avec les satellites, coûteuse en énergie, ne permet pas une autonomie élevée. Toutefois, cette autonomie de l'ordre de quelques jours au début de l'utilisation des GPS, réussit aujourd'hui à atteindre plusieurs semaines à plusieurs mois selon le mode d'alimentation et la taille des batteries ou des panneaux solaires couplés à l'appareil.

- Traitement des données

Les données GPS ont d'abord été filtrées sur la base de la vitesse maximum (McConnell et al. 1992). Ensuite, les doublons de localisations, assez courantes dans les données GPS, ont été identifiés et éliminés. Pour finir, les débuts et fin de trajets alimentaires ont été identifiés, afin de les considérer séparément dans les analyses. Les localisations à terre ont également été éliminées pour ne pas donner surestimer le poids de la colonie dans les analyses.

## 2.4. Outils statistiques

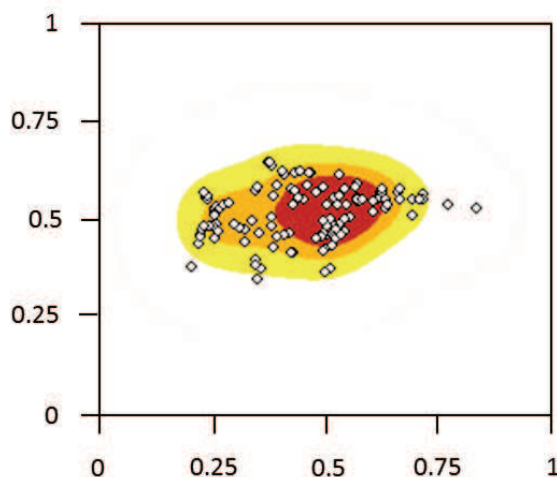
### *2.4.1. Analyse spatiale*

Il existe un grand nombre de façon de représenter les données de distribution. Dans ces travaux de thèse nous avons utilisé deux d'entre elles en particulier.

- Kernels de densité

L'estimation des kernels de densité est une méthode statistique non-paramétrique qui permet l'analyse de ressemblance basée sur le principe du clustering. Le but est d'inférer sur la fonction de probabilité de densité sous-jacente à la distribution des données observées. La contribution de chaque point est lissée, et c'est l'agrégation de ces contributions individuelles qui va définir la structure des données et la fonction de densité qui leur est associée. Le paramètre  $h$ , nommé fenêtre, définit le coefficient de lissage du kernel de densité. Une valeur de  $h$  élevée correspond à un kernel lisse et continu, à l'inverse, une valeur faible correspond à des contours plus précis (Worton 1989). Par convention, comme préconisé par BirdLife International pour le traitement des données télémétriques d'oiseaux marins, nous avons ici choisi des valeurs de lissage fixes suivant le type de balises utilisées : une valeur de 2 a ainsi été choisie pour les données acquises via les GLS qui sont peu précis, et une valeur de 0.5 pour les plateformes ARGOS qui permettent une définition plus fine de la distribution (Birdlife International 2004).

En analyse spatiale, à partir des données de longitude et latitude, l'estimation de kernels de densité permet d'inférer, à partir d'un nombre d'observations limité, l'utilisation de l'espace par un individu donné. Il est ensuite possible d'extraire les contours d'aires contenant différents pourcentages de cette utilisation estimée de l'espace (Fig. 10). L'estimation de kernels de densité a de cette façon été largement utilisée dans les études investiguant l'étendue du domaine vital ou du noyau de distribution à l'échelle de l'individu ou de l'espèce (Tufto et al. 1996, Heupel et al. 2004, Pinaud & Weimerskirch 2007).



**Figure 10. Exemple de calcul d'estimation de densité. Les kernels rouge, orange et jaune représentent respectivement la probabilité de trouver 25%, 50% et 75% des localisations.**

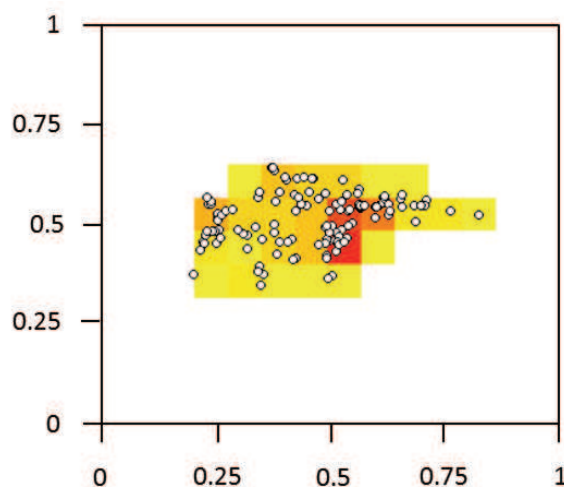
Dans cette étude, les kernels de densité ont été calculés à partir du package « adehabitat » (Calenge 2006) du logiciel libre R (R Core Team 2014). Les contours des 95% et 25% de densité de localisations ont été considérés dans les analyses comme représentant respectivement l'aire de distribution et le noyau de densité des espèces considérées. Les contours des 50% et 75% ont également été extraits afin d'obtenir une représentation fine des patrons de distribution.

#### ➤ Temps Passé Par Secteur (TPPS)

L'analyse du temps passé par secteur, aussi appelé temps de résidence, permet la représentation matricielle de l'utilisation de l'habitat à partir des données de localisation d'un individu. A l'échelle d'un trajet, une interpolation linéaire entre les positions géographiques permet de recréer le trajet de l'individu à fine échelle temporelle (de l'ordre de la minute). A partir de ces segments interpolés et de la date et de l'heure associée à chaque point, la somme de temps passé dans chaque cellule d'une grille de maille donnée peut ainsi être calculée (Fig. 11). La maille de la grille dépend de la précision des données de



localisations. Nous avons ici utilisé une maille de  $5^\circ \times 5^\circ$  pour les données GLS, et  $0.25^\circ \times 0.25^\circ$  pour les données ARGOS.



**Figure 11. Exemple de calcul de temps passé par secteur. Les couleurs claires représentent les faibles pourcentages de temps passé dans chaque cellule et les couleurs foncées, les pourcentages plus élevés.**

Les valeurs de temps passé par secteur brutes calculées à partir du package « trip » dans chaque cellule de la grille ont ensuite été divisées par la durée totale du trajet. De ce fait, les temps de résidence standardisés obtenus ont pu être comparés entre trajets et entre espèces. Les informations de présence et d'absence d'une espèce dans une cellule donnée de la grille ont également pu être dérivées des valeurs de temps passé par secteur.

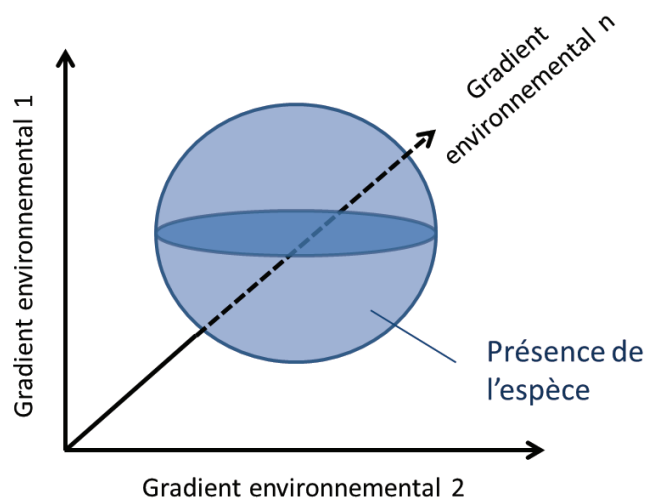
Le calcul du temps passé par secteur procure des informations précieuses sur les zones d'alimentation utilisées par les individus. En effet, on peut s'attendre à ce qu'un animal durant un trajet alimentaire maximise le temps qu'il passe sur une zone riche en ressources, comportement appelé plus communément recherche en zone restreinte (Kareiva & Odell 1987).

Le temps passé par secteur a été ainsi utilisé dans de nombreuses études portant sur la détermination des zones d'alimentation ou l'utilisation de l'habitat (Pinaud et al. 2005, Péron et al. 2010, Wilson 2010).

#### *2.4.2. Modèles de distribution des espèces*

La modélisation est un outil puissant dans tous les domaines de l'écologie. Les modèles de distribution en particulier sont de plus en plus utilisés dans la mise en place de mesures de conservation (Guisan & Thuiller 2005). Ils reposent sur le concept de niche

écologique, qui équivaut à un hyper-volume à  $n$  dimensions où chaque dimension représente un facteur limitant pour la persistance d'une espèce (Hutchinson 1957) (Fig. 12).



**Figure 12. Illustration de l'hyper-volume à  $n$  dimensions représentant la niche écologique selon Hutchinson.**

Le développement de ces modèles permet notamment la description et la quantification des paramètres qui influent sur une variable réponse donnée, soit dans notre cas la distribution d'une espèce, en identifiant les relations fonctionnelles qui relient les individus à leur environnement. L'identification de ces paramètres et de ces relations permet à la fois de décrire, mais aussi de prédire la distribution des espèces, en appliquant les relations mises en évidence à des données actuelles ou encore à des scénarios de changement climatique par exemple.

Un grand nombre de techniques de modélisation sont disponibles, reposant sur des hypothèses statistiques différentes. Au cours de ces travaux, plusieurs méthodes ont ainsi été utilisées : les GLM dans la partie 1 et 3, et les autres types de modélisation à travers l'utilisation du package « Biomod2 » (Thuiller et al. 2009).

#### ➤ GLM

Les Modèles Linéaires Généralisés (GLMs) sont largement utilisés dans le développement de modèle de distribution des espèces (Guisan & Zimmermann 2000). Ils sont un cas particulier des modèles linéaires (Cullagh & Nelder 1989) dont la flexibilité autorise une distribution non-normale de l'erreur associée à la variable réponse grâce à une

fonction lien. Ils permettent de ce fait de capturer les différents types de distributions qui caractérisent les données spatiales en règle générale.

Ces modèles reposent sur l'identification de relations linéaires entre la variable réponse et les variables explicatives via une analyse corrélative. C'est grâce à une fonction de lien (type identité, log, logit...) et une structure de l'erreur (type gaussienne, binomiale, poisson...) que la relation va pouvoir être linéarisée. Ils permettent ainsi la mise en évidence des variables influençant significativement la variable réponse et le sens de cette influence (positive ou négative). Ces modèles peuvent être ajustés à des distributions binomiales (type présence/absence) aussi bien qu'à des données discrètes (par exemple des données de temps passé par secteur ou de densité).

Les GLM mixtes (GLMMs) sont une extension des GLMs qui permettent d'intégrer au modèle un facteur aléatoire, en l'occurrence l'effet de l'individu. Ce facteur aléatoire doit suivre une distribution normale.

Le principal problème pouvant résulter des GLMs est la présence de valeurs extrêmes dans la zone d'étude. En effet, comme ce type de modèle repose sur des relations linéaires, et que ces relations sont calculées à partir du panel de valeurs des paramètres qui sont « échantillonnées » par l'individu, si il existe dans l'environnement des valeurs extrêmes pour ces paramètres, les prédictions seront alors tirées par ces valeurs, résultant dans la création d'artefacts de modélisation.

#### ➤ GAM

Les Modèles Additifs Généralisés (GAMs) sont une adaptation des modèles additifs. Ils représentent une méthode de régression non-paramétrique permettant de modéliser des relations non linéaires entre la variable réponse et les variables explicatives (Hastie & Tibshirani 1986). De ce fait, les GAMs permettent d'analyser des relations plus complexes entre les individus et leur environnement. De la même façon que les GLM, les GAM peuvent s'ajuster à des distributions binomiales ou discrètes.

L'ajout d'un paramètre de lissage aux variables explicatives permet de contrôler le degré de liberté avec lequel le modèle va s'ajuster à la distribution observée. Ici, le degré de liberté a été fixé à 3 ce qui signifie que les GAM ont été testés avec, au maximum, des polynômes de second degré, permettant de ce fait une interprétation écologique plus simple des relations identifiées. Les GAMs mixtes (GAMMs), extension de la méthode, permettent

la prise en compte d'un facteur aléatoire dans le modèle. Il s'agissait dans notre cas de l'effet de l'individu.

Le principal risque avec l'utilisation des GAMs est le sur-ajustement (ou overfitting). En effet, comme le paramètre de lissage intégré dans les GAMs, si il n'est pas limité, permet aux modèles de s'ajuster parfaitement à la distribution des données, la relation identifiée par le modèle devient tellement spécifique à l'échantillon utilisé qu'il est impossible ensuite de la transposer aux données d'un nouvel échantillon. Il est donc essentiel de déterminer de façon pertinente le nombre de degrés de liberté appliqué aux paramètres d'un GAM afin que les modèles développés restent généralisables.

➤ MARS

La Régression Multivariée par Spline Adaptative (MARS) est une forme de modélisation non-paramétrique qui représente une extension des régressions linéaires. Dans un premier temps, cette méthode définit des fonctions de bases qui représentent des transformations statistiques des paramètres, permettant de prendre en compte la non-linéarité et les interactions entre ces paramètres. Dans un second temps, des modèles basés sur la méthode des moindres carrés sont développés grâce à ces fonctions de base (Deichmann et al. 2002). La méthode MARS permet ainsi de transformer des réponses non-linéaires en une série de segments entre lesquels les ruptures de pente sont définies par des nœuds dans un modèle qui s'adapte d'abord parfaitement aux données avant d'être simplifié d'après un processus forward/backward de validation croisée par étape (Leathwick et al. 2005).

Cette méthode, à la fois puissante et flexible est données-orientée (Friedman 1991). Le nombre des fonctions de base définies de même que leurs paramètres associés sont ainsi déterminés par le jeu de données. Qui plus est, cette méthode rend possible l'analyse simultanée des relations entre plusieurs espèces et leur environnement. Toutefois, la méthode MARS est assez sensible aux outliers et à la colinéarité entre les variables (Deichmann et al. 2002).

➤ CTA

Les méthodes de classification reposent sur des techniques statistiques non-paramétriques qui permettent de déterminer des règles de classification, binomiale ou multinomiale. Ces règles peuvent être définies sur la base des connaissances du phénomène modélisé, ou déterminée de façon empirique. L'Analyse des Arbres de Classification (CTA) en

particulier ne repose pas sur des hypothèses posées *a priori* sur les relations entre les variables et la réponse mais déduit des règles de classification à partir des données observées elles-mêmes (Breiman et al. 1984).

La méthode des CTA consiste à effectuer des partitions récursives de l'espace défini par les paramètres environnementaux, permettant ainsi de créer des groupes hiérarchiques de données présentant la plus faible variabilité possible. L'arbre de classification est ainsi construit en divisant les données de façon répétée à partir d'une règle définie grâce à un seul paramètre. A chaque étape, les données sont partagées entre deux groupes aussi homogènes que possible, la longueur de l'arbre étant définie au préalable (Thuiller et al. 2003). Cette méthode est très flexible puisqu'elle peut s'adapter à différentes catégories de variables au sein d'une même analyse (continues, nominales ou ordinales). Enfin, les CTA permettent d'analyser les interactions complexes entre variables là où les autres méthodes de classification ont tendance à les omettre dans un souci de simplicité (Camp & Slattery 2002). Toutefois, la méthode peut aboutir à des modèles difficiles à interpréter.

➤ MDA

L'analyse discriminante mixte (MDA) peut être considérée comme une extension des analyses discriminantes linéaires. Elle est basée sur le postulat que les données représentent des classes de variables présentant un mélange de distributions gaussiennes correspondant elles-mêmes à des sous-classes (Hastie et al. 1994).

La MDA modélise ainsi la densité multi-variée des paramètres à l'intérieur d'un groupe donné comme étant la somme moyennée de plusieurs distributions normales (Fraley & Raftery 2002). En prenant en compte la non-linéarité et la non-normalité des distributions, cette méthode peut donc permettre de réaliser des classifications plus précises que les autres méthodes de classification conventionnelles. Le critère d'information bayésien (BIC) calculé pour chaque modèle peut permettre de déterminer le nombre de composantes sous-jacents à la distribution observée dans chaque groupe (Rausch & Kelley 2009). Ce nombre de composantes peut également être fixé de façon préalable.

Toutefois, cette méthode peut mener à des problèmes de convergence, en particulier lorsque le nombre de distributions intra-groupes est trop important.

➤ ANN

Le Réseau de Neurones Artificiels (ANN) est une méthode de classification inspirée de l'observation du fonctionnement du cerveau humain, où les informations sont traitées par

des millions de neurones en parallèle (Ripley 1996). Elle est basée sur un réseau de nœuds interconnectés, représentant les neurones, qui peuvent calculer des valeurs à partir des données incorporées au modèle.

Ce réseau est composé de différentes couches comprenant une couche de nœuds en entrée, une à trois couches cachées et une couche en sortie. Chaque couche comprend plusieurs nœuds, et chaque nœud est connecté aux nœuds des couches adjacentes par une valeur qui représente un poids statistique (Wang 2003). L'ANN est entraînée sur un set de données jusqu'à ce que l'erreur entre la réponse modélisée et la réponse réelle passe sous un seuil préalablement déterminé.

L'ANN est également une technique orientée par les données, qui ne nécessite pas d'hypothèses préalables, et elle est donc généralement facilement adaptable à tout type de données (*e. g.* qualitatif, quantitatif).

➤ GBM

Les modèles boostés généralisés (GBM) représentent un ensemble de modèles de classification visant à améliorer la performance du modèle moyenné résultant (Ridgeway 1999). Il s'agit de générer de façon répétée des arbres de décision, et de les pondérer ensuite par leur capacité à bien prédire les données.

En premier lieu, en utilisant une des variables, la méthode va permettre de diviser le jeu de données total en deux groupes. Une autre variable va ensuite être utilisée pour subdiviser les deux groupes ainsi définis par la combinaison des deux variables utilisées. Entre plusieurs partitions possibles, le modèle va choisir celle qui minimise les erreurs de prédictions. Le nombre de divisions est déterminé au préalable, un nombre plus important autorisant une plus grande complexité du modèle et un plus grand nombre d'interactions. Dans cette méthode, le nombre d'itérations réalisées est déterminé par des règles qui visent à maximiser les performances de prédictions du modèle (McCaffrey et al. 2004).

Les GBM représentent une méthode flexible qui permet de traiter des données continues, nominales ou ordinales aussi bien que des jeux de données contenant des valeurs manquantes et qui peut traiter aussi bien des réponses non linéaires que les interactions entre les variables.

➤ RF

La Forêt d'arbres Aléatoires (RF) repose sur un algorithme qui, à la différence des arbres de décision classiques qui sont calculés à partir du jeu de données complet, va se

baser sur la génération d'arbres de décision calibrés sur une partie du jeu de données et validés sur les données restantes pour déterminer le meilleur modèle possible.

Les arbres de décision de la forêt sont définis de sorte que chaque arbre dépende d'un vecteur de valeurs échantillonnées indépendamment et que la distribution des données de chaque arbre soit similaire (Breiman 2001). Après qu'un grand nombre d'arbres aient été générés de cette façon, ils sont ensuite confrontés et les valeurs sont assignées dans la classe à laquelle elles appartiennent le plus souvent au sein de ces arbres de décision.

La force de prédiction de chaque arbre ainsi que les corrélations entre arbres sont également prises en compte dans la réalisation du modèle final.

Il s'agit d'une technique de modélisation robuste et stable qui n'est pas sensible au surapprentissage. De plus, elle est relativement simple à calibrer puisqu'elle ne comprend que deux paramètres (le nombre d'arbres dans la forêt et le nombre de variables à chaque nœud), auxquels la méthode n'est pas très sensible.

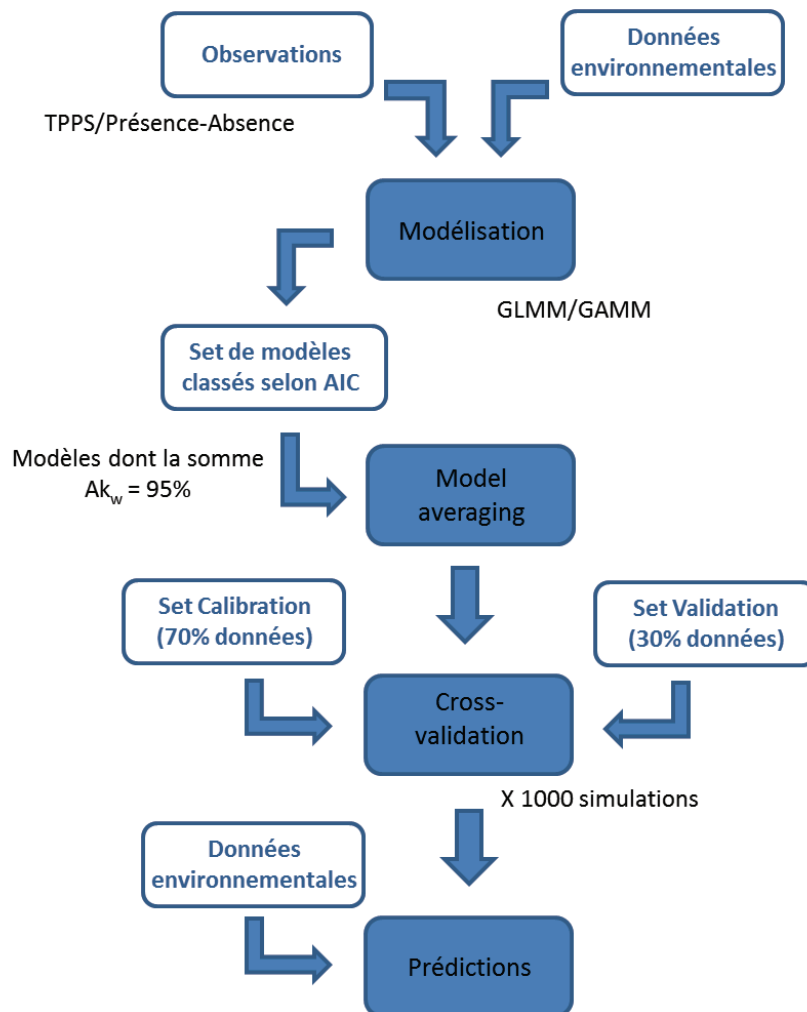
➤ SRE

Les Enveloppes de Surface (SRE) sont des méthodes de modélisation qui reposent également sur des arbres de classification plus ou moins complexes. Les algorithmes utilisés par les SRE sont notamment similaires à ceux sur lesquels le package « BIOCLIM » est basé (Busby 1991).

Cette famille de méthodes permet de définir, pour chaque variable explicative, une étendue pour laquelle cette variable est favorable à la présence d'une espèce par exemple. L'ensemble des valeurs favorables à la présence de cette espèce représentent ainsi l'« enveloppe » rectiligne minimale d'un espace multidimensionnel, chaque dimension représentant une des variables intégrée au modèle (Guisan & Zimmermann 2000).

➤ Modèle averaging

Dans le processus de modélisation qui a été employé au cours de ces travaux de thèse, la procédure de modèle averaging a été largement utilisée. Ce procédé permet en effet de prendre en compte l'incertitude liée à la sélection d'un modèle en tant que meilleur modèle pour expliquer les données. Le processus de modélisation a été effectué en trois étapes qui sont décrites ci-après (Fig. 13) :



**Figure 13. Procédure de modèle averaging utilisée pour la sélection, la calibration et la prédiction appliquées aux modèles de distribution.**

- Sélection du modèle

En premier lieu, les variables explicatives non corrélées extraites sous les localisations ont été sélectionnées. Pour ce faire, des tests de corrélation de Spearman ont été réalisés entre toutes les paires de variables. Au sein des paires montrant un coefficient de corrélation supérieur à 0.60, un modèle univarié a été réalisé avec chacune des variables et seule la variable la plus explicative a été conservée.

Ces variables ont ensuite été centrées-réduites afin de les standardiser et de pouvoir comparer leur influence relative sur la variable réponse.

Toutes les combinaisons de variables non-corrélées ont ensuite été testées dans un modèle où la variable réponse représentait la présence/absence de l'espèce considérée et où l'effet aléatoire représentait l'identifiant de l'individu.



- Calcul du modèle moyenné

Les modèles ainsi obtenus ont ensuite été classés en fonction de leur valeur d'Akaike Information Criterion (AIC). Calculé comme suit :

$$AIC = -2 \log(\mathcal{L}(\hat{\theta}|y)) + 2K.$$

Où  $\mathcal{L}(\theta|y)$  est la valeur maximum de la fonction de vraisemblance du modèle et K est le nombre de variables.

Les différences d'AIC, notée  $\Delta AIC$ , sont également calculées entre chaque modèle et le modèle ayant la plus faible AIC (considéré comme le meilleur modèle), selon l'équation :

$$\Delta_i = AIC_i - AIC_{min},$$

Où  $\Delta_i$  est le  $\Delta AIC$ ,  $AIC_i$  est la valeur d'AIC du modèle i et  $AIC_{min}$  est la valeur d'AIC du meilleur modèle.

Le poids Akaike ( $AIC_w$ ), représentant la probabilité relative de chaque modèle d'être le meilleur modèle pour expliquer la distribution des individus, a été calculé à partir de ces valeurs d'AIC (Burnham & Anderson 2002).

$$w_i = \frac{\exp(-\frac{1}{2} \Delta_i)}{\sum_{r=1}^R \exp(-\frac{1}{2} \Delta_r)},$$

Où  $w_i$  est l' $AIC_w$ ,  $\Delta_i$  est le  $\Delta AIC$  du modèle i et R représente l'ensemble des modèles

Lorsque le meilleur modèle testé présentait un  $AIC_w$  supérieur à 0.90, il a été considéré comme suffisamment performant pour expliquer la distribution des données. En revanche, dans le cas où aucun modèle ne présentait un  $AIC_w$  supérieur ou égal à ce seuil, un modèle moyenné a été calculé. Pour ce faire, seuls les modèles compris dans l'intervalle de confiance de 95%, c'est-à-dire dont  $AIC_w$  cumulé correspondait à 0.95 ont été sélectionnés. Au sein de ce set de modèles, les coefficients estimés pour chacune des variables explicatives ont été pondérées par l' $AIC_w$  du modèle correspondant afin d'obtenir les coefficients du modèle moyenné.

- Cross-validation

La procédure de cross-validation permet d'évaluer la précision et le caractère généralisable d'un modèle. Il nécessite un set de données pour entraîner le modèle retenu (meilleur modèle ou modèle moyenné) et un set de données pour le valider. La méthode consiste à calibrer les coefficients des variables sur le premier jeu de données et de faire des

prédictions sur les données de validation. Il suffit ensuite de calculer la corrélation entre les données prédites et observées à la fois pour l'un et l'autre des jeux de données pour savoir si le modèle développé s'ajuste bien à la distribution des données observée et si il génère des prédictions correctes.

Quand un jeu de données indépendant était disponible, les données ont été calibrées sur une partie seulement des données, et ont été validées sur les données d'une ou plusieurs autres années de suivi. Lorsqu'en revanche il n'était pas possible de disposer de données indépendantes, le jeu de données complet a été divisé en deux parties, 70% des données d'un côté pour calibrer le modèle moyen, et 30% pour le valider. Ce processus de cross-validation a été réalisé 1000 fois afin d'obtenir une variance permettant d'évaluer au mieux la puissance du modèle.

- Prédictions

Une fois les performances du modèle retenu évaluées, des prédictions ont été réalisées pour inférer la distribution des espèces considérées sur l'ensemble de la région étudiée. Pour représenter la distribution moyenne d'une espèce, les prédictions ont été faites sur des climatologies de variables environnementales, afin d'observer les tendances moyennes, et ne pas risquer d'obtenir des résultats biaisés en projetant les préférences d'habitat sur une année exceptionnelle en terme climatique.

## **Partie 1 : Identification des zones d'alimentation à l'échelle de l'espèce, en relation avec le sexe et le stade de vie**



*Pétrel géant subantarctique avec un fragment de ligne de palangre prise dans le bec, Crozet, Terres Australes et Antarctiques Françaises*

© Laurie Thiers

### III - IDENTIFICATION DES ZONES D'ALIMENTATION A L'ECHELLE DE L'ESPECE, EN RELATION AVEC LE SEXE ET LE STADE DE VIE

#### 3.1. Introduction

La coexistence dans les eaux subantarctiques et subtropicales de grandes pêcheries industrielles et de prédateurs supérieurs a, de tout temps, posé de graves problèmes de captures accidentelles. Un grand nombre d'oiseaux, de tortues, de mammifères marins et de requins sont ainsi régulièrement retrouvés pris sur les hameçons ou dans les filets des navires de pêche. Les appâts aussi bien que les prises et les déchets de pêche représentent en effet une source d'alimentation providentielle pour ces grands prédateurs (Hill & Wassenberg 1990, Yorio & Caille 1999, Copello et al. 2008).

La pêche à la palangre, entre autres, a été reconnue comme une pratique causant une mortalité importante chez l'ensemble de ces groupes d'espèces (Brothers 1991, Lewison et al. 2004, Cortés et al. 2010). Les palangriers déroulent en effet des lignes, de plusieurs centaines de kilomètres parfois, sur lesquelles sont fixées des lignes secondaires terminées par un hameçon garni d'appât (Fig. 14). Ces bateaux sont l'objet, principalement lors de la mise à l'eau et de la remontée des lignes, de tentatives de déprédation par des individus qui tentent de décrocher les appâts ou les prises. C'est en particulier au moment de la mise à l'eau des lignes que la mortalité est la plus haute. Les animaux qui se retrouvent pris sur les hameçons alors qu'ils tentaient d'avalier l'appât sont alors entraînés vers le fond par le poids de la ligne, avant d'être noyés.

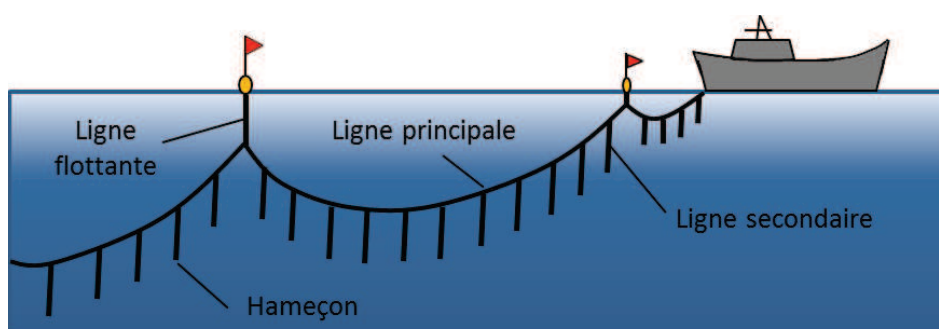
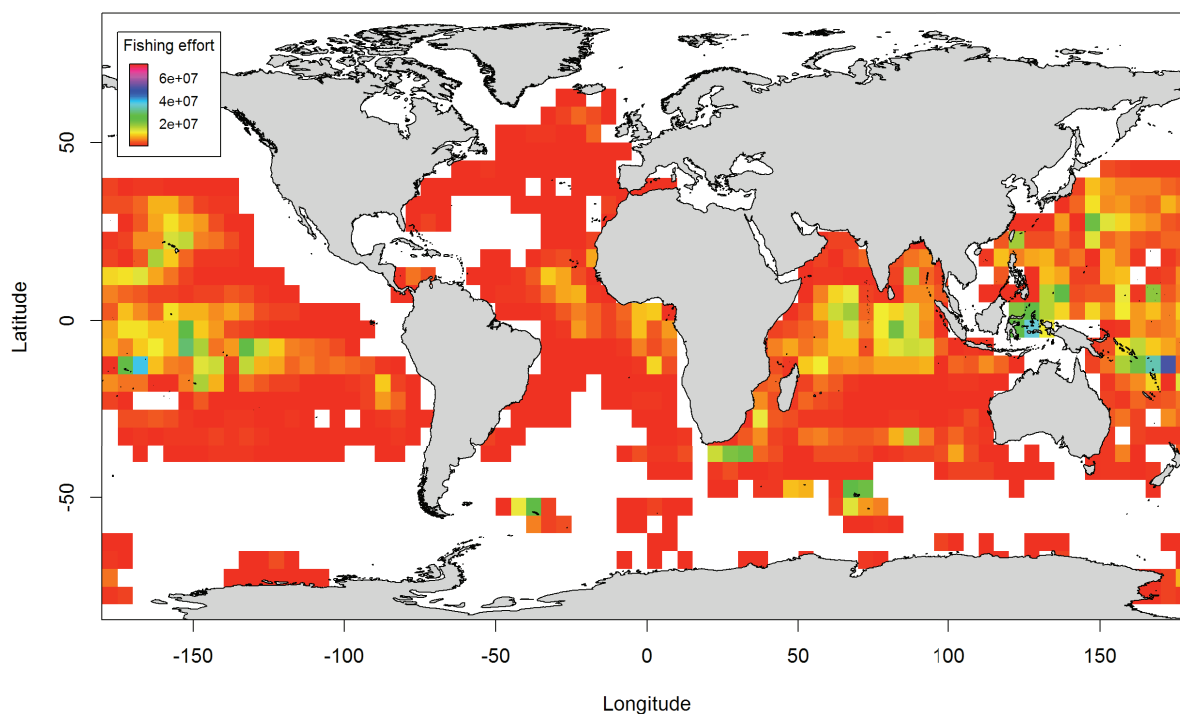


Figure 14. Schéma d'une palangre pélagique

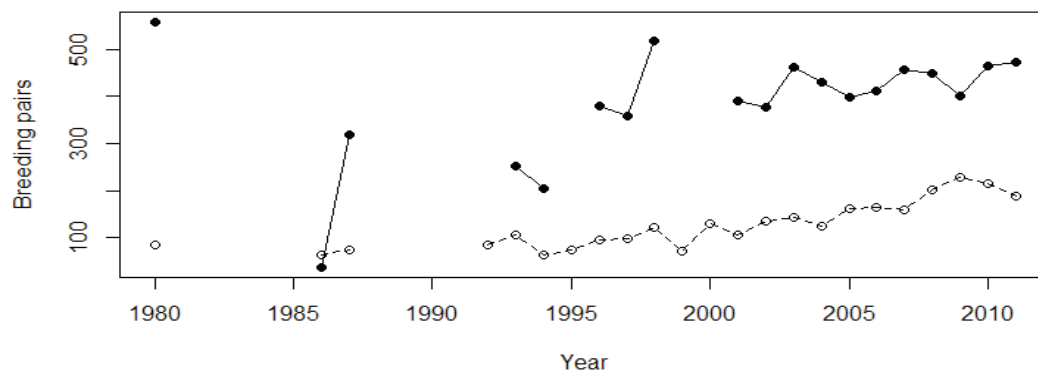
Les espèces de procellariiformes en particulier ont payé un lourd tribut dans les lignes des palangriers de l'Océan Austral avec, par exemple, un nombre de captures

s'élevant à 26 668 entre 2001 et 2003 uniquement dans les zones économiques exclusives de Crozet et Kerguelen (Delord et al. 2005), où l'effort de pêche à la légine australe est particulièrement élevé (Fig. 15). Les principales espèces capturées accidentellement étant les pétrels à menton blanc, les pétrels gris, les pétrels géants, les albatros à sourcils noirs et enfin les albatros à tête grise.



**Figure 15. Répartition de l'effort de pêche à la palangre entre 2008 et 2010 (en nombre d'hameçons déployés) au sein des principales commissions de pêche mondiales**

Parmi ces espèces sensibles, figurent en bonne place les deux espèces jumelles de pétrels géants, antarctiques et subantarctiques, qui ont fait l'objet de 157 captures accidentelles dans les districts de Crozet et Kerguelen au cours de ces deux années (Delord et al. 2005) et dont la distribution en mer est encore méconnue dans l'Océan Indien Sud. Il est de ce fait difficile de mesurer leur recouvrement avec les zones de pêche intensive et donc de pouvoir mesurer leur sensibilité à la capture accidentelle.



**Figure 16. Tendance de population des pétrels géants subantarctiques (trait plein) et antarctiques (pointillés) nichant sur les archipels de Crozet et Kerguelen.**

Ces deux espèces qui nichent sur les archipels de Crozet et Kerguelen y présentent par ailleurs des tendances de population contrastées (Fig. 16) qui sont pour le moment encore difficile à interpréter. Pour pallier à ce manque d'informations, nous avons donc cherché à déterminer les zones d'importance de ces deux espèces de pétrels géants et ce en fonction de l'espèce, du sexe et du stade des oiseaux. Pour ce faire, des données télémétriques ont été collectées sur des pétrels géants subantarctiques et antarctiques afin d'analyser leur patron de distribution à différents stades de leur cycle de vie et à différentes échelles temporelles. Des balises ARGOS ont été déployées sur les adultes des deux espèces pendant la période de reproduction afin d'obtenir des données à fine échelle durant cette période cruciale. Des GLS ont également été déployés pour investiguer leurs mouvements en dehors de la période de reproduction. Enfin, des juvéniles des deux espèces ont également été équipés de balises ARGOS afin de pouvoir suivre leur comportement en mer durant leurs premières années de vie. Ces données de distribution ont ensuite été mises en relations avec les données d'effort de pêche à la palangre (en nombre d'hameçons déployés par zone) collectées pour toutes les grandes commissions de pêche de l'Océan Austral et de l'Océan Indien Sud, c'est-à-dire la commission de la Convention pour la Conservation des Ressources Marines Vivantes Antarctiques (CCAMLR) qui gère les eaux antarctiques, la Commission des thons de l'Océan Indien (IOTC) qui encadre la pêche au thon dans l'Océan Indien et son pendant atlantique : la Commission Internationale pour la Conservation des Thons de l'Atlantique (ICCAT), la Commission InterAméricaine du Thon Tropical (IATTC) qui régule les activités de pêche des eaux du Pacifique Est et enfin la Commission des Pêches pour le Pacifique Occidental et Central (WCPFC).

### 3.2. Principaux résultats

Les deux espèces de pétrels géants, le pétrel géant subantarctique (NOGP) et le pétrel géant antarctique (SOGP) ont été étudiés ici. Au cours de cette étude, 22 adultes ont été équipés de balises ARGOS pendant la saison de reproduction, et 15 juvéniles avant l'envol. Enfin, 42 adultes reproducteurs ont été suivis grâce à des GLS (voir Annexe 1 pour le détail des méthodes).

Plusieurs patrons de distribution ont été mis en évidence en fonction de l'espèce, du sexe et du stade. En particulier, on a mis en évidence des différences plus importantes entre sexes qu'entre espèces, et un patron de distribution complètement différent entre les adultes sédentaires et les juvéniles très dispersifs quelle que soit l'espèce considérée.

#### *3.2.1. Différences intra-spécifiques*

Des différences de distribution ont été mises en évidence entre mâles et femelles des deux espèces pendant la période de reproduction. En effet, les trajets ARGOS ont montré que les mâles présentaient une distribution plutôt côtière (surtout chez les NOGP), tandis que les femelles réalisaient des trajets plus océaniques. Ces différences de distribution ont été confirmées par les localisations GLS, avec des zones de distribution plus restreintes chez les mâles que chez les femelles, aussi bien en période d'incubation qu'en période d'élevage du poussin (Annexe 1 - Fig. 2 & 3). De plus, ce schéma s'est retrouvé également en période d'hivernage puisqu'une fois encore les femelles des deux espèces présentaient une aire de distribution plus vaste que celle des mâles qui séjournaient tout l'hiver dans les eaux environnant leur lieu de reproduction (Annexe 1 - Fig. 4).

#### *3.2.2. Différences inter-spécifiques*

On a également pu observer une différence dans l'aire de répartition des NOGP et des SOGP. Les NOGP montrent en effet une aire plutôt restreinte alors que les SOGP vont s'alimenter jusqu'au niveau des côtes antarctiques. Cette différence est significative entre les mâles de deux espèces, tandis qu'on ne décèle qu'une tendance chez les femelles. D'un autre côté, on a montré que les NOGP séjournent majoritairement dans des latitudes plus basses que les SOGP, qui apparaissent quant à eux plus austraux (Annexe 1 – Fig. 2 à 4).

### *3.2.3. Différences entre stades*

On observe une différence marquée entre juvéniles et adultes des deux espèces de pétrels géants. Les trajets ARGOS des juvéniles montrent leurs capacités de dispersion très importantes (Annexe 1 - Fig. 5), les individus réalisant plusieurs trajets circumpolaires durant leurs premiers mois en mer, à l'opposé du comportement des adultes qui restent globalement inféodés à leurs sites de reproduction tout au long de l'année. L'analyse des récupérations de bagues confirme ce schéma, avec des jeunes individus bagués à Kerguelen ou Crozet retrouvés le long des côtes de toutes les îles ou continents bordant l'Océan Austral tandis que les adultes ne se retrouvent qu'un niveau des côtes qui entourent l'Océan Indien.

### *3.2.4. Recouvrement avec les pêcheries*

Quand on confronte ces données de distribution et en particulier le temps de résidence des oiseaux avec l'effort de pêche à la palangre observé pendant notre période d'étude, nos résultats montrent que la présence des adultes, toutes espèces confondues, ont tendance à passer plus de temps dans des cellules où l'effort de pêche est élevé, montrant que les pétrels géants ciblent les mêmes zones que les grandes pêcheries des océans Austral et Indien.

## 3.3. Discussion

L'utilisation conjointe des plateformes ARGOS et des GLS a pu apporter une vision globale de la distribution des deux espèces de pétrels géants dans l'Océan Indien Sud au cours des différents stades de leur histoire de vie. L'investigation des mouvements des juvéniles, qui passent en moyenne 7 ans en mer avant de retourner sur leur colonie pour s'apparier, n'auraient pas été possible sans l'utilisation d'un système transmettant les données en temps réel. De la même façon, les balises ARGOS ont permis de comparer les paramètres des trajets alimentaires à fine échelle durant la période de reproduction. Enfin, les GLS ont permis une vision à large échelle temporelle des mouvements des adultes, à la fois pendant et en dehors de leur période de reproduction. La combinaison de ces dispositifs s'est ainsi révélée précieuse pour investiguer la globalité des patrons de distribution des pétrels géants au cours des différents stades de leur histoire de vie.



On a ici à faire à deux espèces qui présentent une distribution globalement sédentaire, à l'inverse d'autres espèces de procellariiformes qui se dispersent tout autour de l'Océan Austral en dehors de la période de reproduction (Croxall et al. 2005, Mackley et al. 2010, Weimerskirch et al. 2014). Toutefois, on a observé des différences de distribution au sein des genres, des espèces et des stades.

Comme il a déjà été observé chez les pétrels géants dans d'autres localités de l'Océan Austral, on a montré des différences de distribution entre mâles et femelles, en particulier chez les NOGP (Gonzalez-Solis et al. 2000a, Gonzalez-Solis et al. 2008). On également mis en évidence des différences entre espèces.

Ces différences peuvent s'expliquer par les différences d'écologie alimentaire qui ont été montrées à Crozet aussi bien que dans d'autres localités pendant la période de reproduction. En effet, l'étude des contenus stomacaux a révélé une prédominance de proies d'origine pélagique dans le régime alimentaire des femelles NOGP et SOGP, avec une grande proportion de poissons, céphalopodes et crustacés (Hunter 1983, Hunter & Brooke 1992). Des échantillons sanguins prélevés chez ces mêmes espèces ont confirmé cette différence, avec une signature isotopique indiquant un régime alimentaire majoritairement pélagique chez les femelles (Phillips et al. 2011). Les mâles, en particulier chez les NOGP, montrent en revanche une proportion importante de charognes dans leur régime alimentaire (Johnstone 1977, Ridoux 1994).

Cette prédominance des mâles sur les carcasses qu'ils trouvent aux abords des colonies d'éléphants de mer ou de manchots peut s'expliquer par le dimorphisme sexuel, très marqué chez les pétrels géants (Hunter 1983, Gonzalez-Solis et al. 2000b, Gonzalez-Solis 2004). De plus, les mâles NOGP sont plus gros que les mâles SOGP, ce qui semble aller dans le sens de l'hypothèse d'une compétition pour les carcasses.

Les juvéniles montrent un comportement de dispersion en mer très différent de celui des adultes. Après l'envol, ils partent en mer en direction de l'Est et réalisent un à plusieurs trajets circumpolaires durant leurs premiers mois. Ce comportement est en accord avec une étude télémétrique menée sur l'île de Macquarie (Trebilco et al. 2008) et avec les récupérations de bagues le long des côtes bordant l'Océan Austral (van den Hoff 2011). Même si aucune différence significative n'est observée dans les mouvements de dispersion

entre les juvéniles des deux espèces et des deux sexes, on observe certaines tendances. En effet, les SOGP utilisent des latitudes plus hautes que les NOGP, qui de leur côté sont les seuls à utiliser les côtes de la Patagonie, de l'Afrique du Sud et de l'Australie et seules les femelles des deux espèces utilisent les eaux de la mer de Tasmane. Il semblerait donc que les prémices de la ségrégation géographique observée chez les adultes apparaissent dès les premiers mois des juvéniles.

Les zones d'importance pour les deux espèces jumelles de pétrels géants sont donc localisées dans des zones différentes en fonction de l'espèce, du sexe et du stade. En ce qui concerne les SOGP, Les zones les plus utilisées se trouvent dans les eaux environnantes leur île et dans des latitudes hautes, aux abords des côtes de l'Antarctique. Les femelles NOGP utilisent plutôt les eaux subtropicales de l'Océan Indien. Les mâles NOGP quant à eux sont concentrés autour des côtes de leurs îles. Enfin, les juvéniles se dispersent largement autour de l'Antarctique et utilisent largement les îles subantarctiques et les côtes des continents bordant l'Océan Austral.

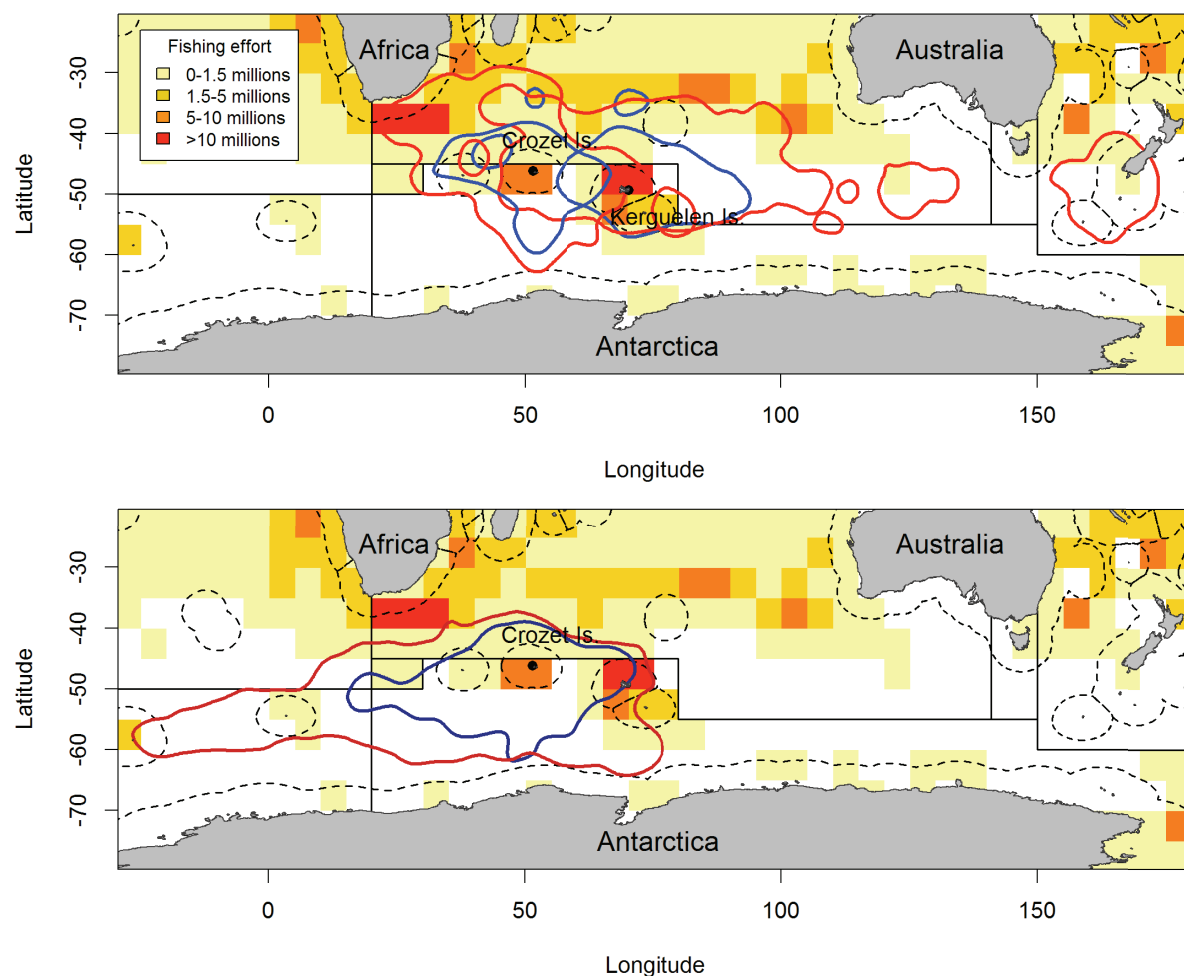
Ces différences de patrons de distribution entre espèce ont des implications en termes de recouvrement avec les pêcheries.

Les SOGP en effet, qui se distribuent dans les latitudes les plus hautes, s'alimentent de ce fait dans des zones où l'effort de pêche à la palangre est relativement faible. De plus, mâles et femelles ont une alimentation majoritairement pélagique, et ont tendance à chercher leur nourriture loin des zones économiques exclusives de leurs îles, évitant ainsi les zones les plus à risque au sein de leur distribution (Fig. 17).

Les NOGP en revanche utilisent des eaux plus subtropicales. La zone de distribution des femelles en particulier recouvre largement les zones où la pêche est la plus intensive : au large des côtes de l'Afrique du Sud, et dans l'Océan Indien Sud où opèrent les palangriers ciblant principalement des espèces de thons. Les mâles, quant à eux, restent la majeure partie du temps dans un périmètre limité autour de leur île, les exposant largement aux palangriers opérant dans les eaux territoriales des archipels dans le cadre de la pêche à la légine australe.

Les juvéniles enfin passent une proportion de temps importante à proximité des côtes australes et autour des archipels subantarctiques qu'ils rencontrent durant les trajets

circumpolaires qu'ils effectuent après l'envol. Ils passent donc beaucoup de temps dans des eaux qui abritent une pêche intensive (Annexe 1 - Fig. 8).



**Figure 17. Carte du recouvrement entre le domaine vital des pétrels géants subantarctiques (haut) et antarctiques (bas) et l'effort de pêche cumulé (en nombre d'hameçons déployés) durant la période de suivi. Le domaine vital est défini comme le contour des noyaux de densité rassemblant 95% des localisations. Les contours de ces domaines sont représentés en bleu pour les mâles et en rouge pour les femelles.**

### 3.4. Conclusion & Perspectives

Depuis 1995, des mesures de mitigation ont été mises en place dans les eaux territoriales françaises entourant les archipels de Crozet et Kerguelen. Parmi elles, le lestage des lignes qui diminue le laps de temps où les appâts sont disponibles pour les oiseaux lors de la mise à l'eau, l'installation de banderoles d'effarouchement qui éloignent les oiseaux des lignes, la présence à bord de contrôleurs des pêches qui doivent observer un quart des

prises en place de lignes et enfin, la fermeture de la pêche pendant la pleine période de reproduction (CCAMLR 2013b, a).

En revanche, en dehors des ZEEs, les mesures de mitigation bien que conseillées sont souvent peu ou pas suivies. De plus, la présence de contrôleurs des pêches n'est pas imposée. Le risque pour les oiseaux d'être capturés dans les grandes pêcheries thonières de l'Océan Indien apparaît donc plus important qu'au sein des ZEEs françaises.

Par conséquent, même si les mâles NOGP présentent le recouvrement le plus important avec un effort de pêche intense, leur risque d'être capturés accidentellement est relativement bas en raison des mesures de mitigation imposées aux palangriers opérants dans les eaux françaises. A l'inverse, ce sont principalement les femelles NOGP et les juvéniles des deux espèces qui sont le plus susceptibles d'être capturés dans les palangres de haute mer, du fait de leur distribution et du comportement naïf des juvéniles durant leurs premières années de vie.

Pour compléter cette étude, il serait intéressant de travailler à une échelle spatiale et temporelle plus fine, pour identifier au sein du risque de recouvrement avec les pêcheries, le risque réel d'interaction. Pour se faire, des GPS pourraient être déployés sur des individus de chaque espèce, sexe et stade afin de confronter leurs trajets à fine échelle avec des données VMS issues des palangriers opérant dans les zones fréquentées par les oiseaux pendant la période d'ouverture de la pêche. De plus, pour quantifier l'importance de l'utilisation des déchets de pêche et des appâts attrapés sur les lignes dans la stratégie alimentaire des pétrels géants, une étude isotopique permettrait potentiellement de discriminer la part de ces ressources d'origine anthropique dans le régime alimentaire de ces oiseaux. Enfin, les mécanismes qui conduisent à l'utilisation commune de certaines zones à la fois par les pétrels géants par les bateaux de pêche restent à déterminer afin de définir si les oiseaux ciblent préférentiellement ces zones en raison de la présence des navires ou en raison de conditions environnementales favorables à la présence de leurs proies naturelles.

## Partie 2 : Hotspot de biodiversité pour une communauté de prédateurs supérieurs



*Albatros à Sourcils Noirs et Gorfous Macaronis dans la colonie mixte du Canyon des Sourcils Noirs, Kerguelen, Terres Australes et Antarctiques Françaises*

© Laurie Thiers

## **IV - HOTSPOT DE BIODIVERSITE POUR UNE COMMUNAUTE DE PREDATEURS SUPERIEURS**

### 4.1. Introduction

L'archipel de Kerguelen est une zone de reproduction majeure pour un grand nombre d'espèces d'oiseaux et de mammifères marins dans l'Océan Austral. Parmi eux, de nombreuses espèces présentent des statuts de conservation préoccupants à la suite de leur exploitation lors des grandes chasses phoquières du 19<sup>ème</sup> siècle ou en raison des problèmes plus récents de captures accidentelles dans les palangriers opérant sur le plateau de Kerguelen (Delord et al. 2005).

Une réserve terrestre intégrale a déjà été mise en place à Kerguelen en 2006 dans le cadre de la création de la Réserve Naturelle des TAAF dans le but de protéger ces espèces sensibles sur leurs lieux de reproduction. Cependant, l'extension marine de cette réserve reste très limitée alors même que la plupart des espèces s'aventurent bien au-delà des frontières de cette zone de protection pour s'alimenter durant la période de reproduction (Cherel & Weimerskirch 1995, Charrassin et al. 2004, Dragon et al. 2010). En outre, c'est en mer que les espèces rencontrent le plus de menaces, notamment en raison de la présence des pêcheries industrielles ciblant principalement les espèces de thons. Les activités de pêche illégales, non reportées et non régulées (INN) en particulier sont très développées autour de l'archipel de Kerguelen, avec des estimations de prises s'élevant à 22 tonnes de légines en 2010 (CCAMLR 2013b), faisant des eaux de l'archipel, des zones à risques pour les espèces en interaction ou en compétition avec ces pêcheries.

Pour l'ensemble de ces raisons, l'archipel de Kerguelen a été identifié comme un site potentiel pour une AMP pilote au cours du Workshop sur les AMP de haute mer qui s'est tenu à Malaga en 2003 (Gjerde & Breide 2003). Cependant, afin de définir les frontières d'une réserve, il est essentiel de déterminer les zones d'importance pour l'ensemble de la communauté d'espèces qui s'y reproduit chaque année. Des études ont déjà permis d'identifier les zones d'alimentation utilisées à l'échelle d'une seule espèce (Weimerskirch et al. 1988, Guinet et al. 2001), mais encore aucune n'a permis de déterminer les zones utilisées par plusieurs espèces présentant des comportements de recherche alimentaire contrastés et des régimes différents, et ce à large échelle temporelle.



Nous nous proposons ici d'utiliser les données télémétriques d'oiseaux et de mammifères marins collectées au cours des 20 dernières années à partir des sites de reproduction principaux de l'archipel. Nous avons donc analysé des localisations provenant d'oiseaux volants, représentés par le grand albatros *Diomedea exulans*, l'albatros à sourcils noirs *Thalassarche melanophris*, le pétrel à menton blanc *Procellaria aequinoctialis* et le cormoran de Kerguelen *Leucocarbo verrucosus* ; d'oiseaux plongeurs avec le manchot royal *Aptenodytes patagonicus*, le manchot papou *Pygoscelis papua* et le manchot macaroni *Eudyptes chrysolophus*, et enfin de mammifères marins illustrés par l'éléphant de mer austral *Mirounga leonina* et l'otarie à fourrure de Kerguelen *Arctocephalus gazella* (Table. 1).

**Tableau 1 Récapitulatif du statut de conservation de 9 espèces se reproduisant sur l'archipel de Kerguelen**

									
<b>Espèce</b>	Grand albatros	Albatros à sourcils noirs	Pétrel à menton blanc	Cormoran de Kerguelen	Manchot royal	Manchot papou	Manchot macaroni	Eléphant de mer du Sud	Otarie à fourrure
<b>Code</b>	WAAL	BBAL	WCPE	KECO	KIPE	GEPE	MAPE	SESE	SAFS
<b>Statut UICN</b>	Vulnérable	En danger	Vulnérable	Préoccupation mineure	Préoccupation mineure	Quasi menacée	Vulnérable	Préoccupation mineure	Préoccupation mineure

Pour déterminer les zones d'importance pour cette communauté de prédateurs marins supérieurs, une analyse individuelle du temps passé par secteur a été réalisée afin de représenter la distribution globale des espèces suivies et d'identifier les zones-clés pour ces espèces. Dans un second temps, ces valeurs de TPPS ont été sommées pour représenter l'utilisation globale de la zone d'étude par l'ensemble des espèces suivies. Enfin, basés sur les préférences d'habitats définies grâce aux données télémétriques disponibles pour un panel d'espèce sélectionnées en raison de leurs stratégies alimentaires contrastées, des modèles d'habitat ont été réalisés pour prédire la distribution de ces espèces à l'échelle de leur colonie. Enfin, une carte de recouvrement réalisée à partir de ces modèles d'habitat a permis de mettre en évidence les zones-clés autour de l'archipel de Kerguelen. Ces résultats ont enfin été confrontés aux TPPS cumulés afin de déterminer si des zones communes apparaissaient au sein des deux types d'analyses, et pouvaient ainsi être utilisées dans un second temps pour définir des recommandations quant à l'établissement potentiel d'une future AMP.

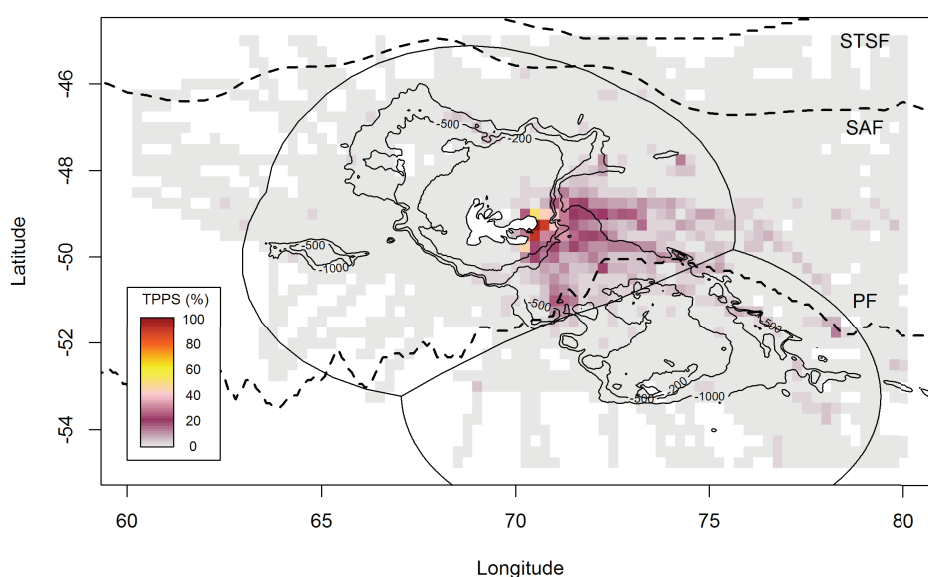
## 4.2. Principaux résultats

Au cours de ces travaux, les données télémétriques collectées sur 9 espèces de prédateurs marins supérieurs et s'étalant sur une période de près de 20 ans ont été analysées.

### 4.2.1. Analyse de la distribution

L'ensemble de la communauté de prédateurs de l'archipel de Kerguelen est largement répartie sur l'ensemble de la zone d'étude. On observe des répartitions très différentes suivant les espèces, aussi bien dans les zones exploitées que dans l'étendue des aires de distribution (Annexe 3 – Fig. 1 à 9). Toutefois, on observe que les bords de plateau sont utilisés par plusieurs espèces, aussi bien au Nord qu'au Sud, et en particulier dans la zone à l'intersection du Front Polaire.

Dans un second temps, lorsqu'on combine la somme du TPPS, standardisé pour chaque espèce comme la proportion du temps total du trajet passé dans chaque cellule de la grille, on voit un patron plus clair ressortir (Fig. 18). Les abords de la côte Est de l'île principale rassemblent les plus fortes valeurs. La partie centrale du plateau de Kerguelen est également largement mise à profit, en particulier dans son extension Sud-est. En dehors du plateau, on voit également ressortir une partie pélagique à l'Ouest du plateau. La partie Ouest de la zone d'étude apparaît toutefois peu utilisée par les espèces étudiées ici.

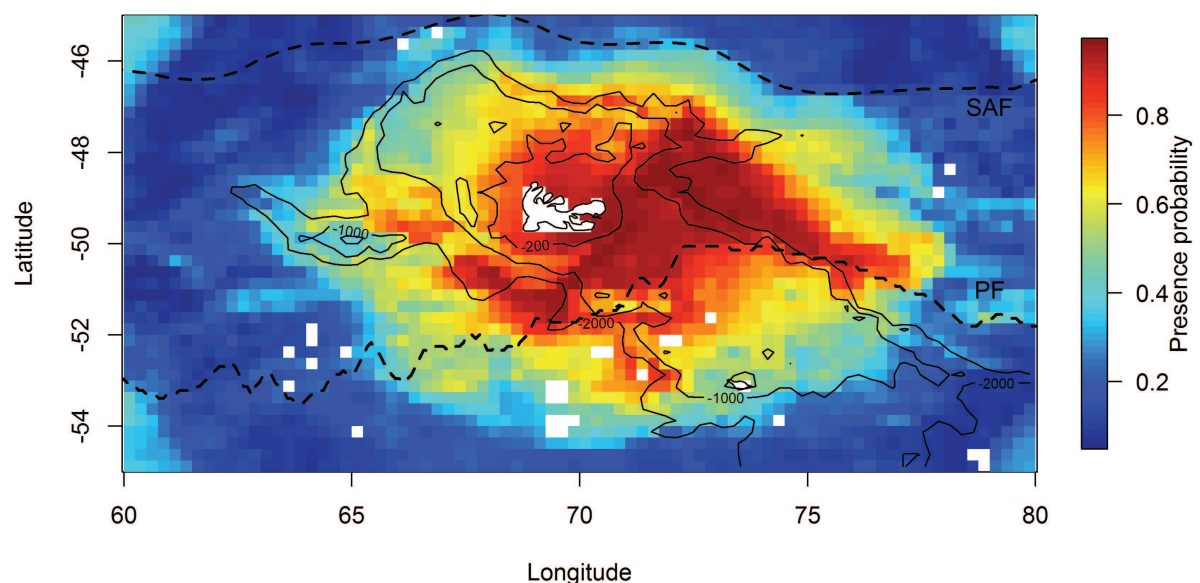


**Figure 18.** Carte de temps passé par secteur (TPPS) cumulé standardisé pour les 9 espèces suivies dans la zone d'étude.



#### 4.2.2. Carte de prédictions

Parmi les espèces pour lesquelles des données télémétriques étaient disponibles, nous avons choisi un panel de 4 espèces (BBAL, WAAL, KIPE et SAFS) pour lesquels un grand nombre de données était disponible et qui représentaient au mieux les différents comportements de recherche alimentaire observés parmi les prédateurs supérieurs de l'archipel. Les prédictions pour ces 4 espèces ont été réalisées à l'échelle de la zone d'étude (Annexe 3 – Fig. 11 & Annexe 4 - Fig. S7 à S9). Ces prédictions ont ensuite été moyennées entre espèces afin de mettre en évidence les habitats favorables communs à l'ensemble du panel. Une zone de forte utilisation par les 4 espèces apparaît clairement au niveau du plateau de Kerguelen, au Sud-Est de l'archipel (Fig. 19). Les bords du plateau, à l'Est et à l'Ouest de la Grande Terre sont également des zones où les probabilités de présence prédites sont très élevées. Les valeurs sont très faibles au-dessus du Front subantarctique, et les plus fortes valeurs sont comprises entre les côtes de Kerguelen et le Front Polaire.



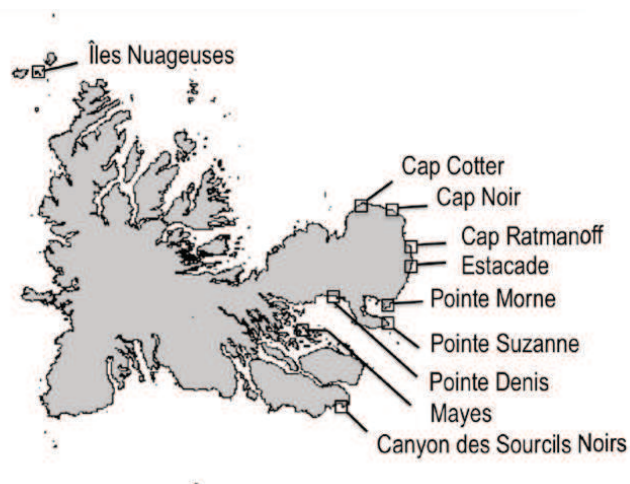
**Figure 19. Carte de la moyenne des prédictions de présence pour les 4 espèces de prédateurs supérieurs de l'archipel de Kerguelen (BBAL, KIPE, SAFS, WAAL)**

#### 4.3. Discussion

Harris et collaborateurs (2007) déclaraient que l'étendue de la distribution en mer, la diversité spécifique et la présence d'espèces menacées pouvaient être des sélecteurs valables pour identifier les zones à classer en tant qu'AMPs. Ces trois aspects sont bien

représentés par le panel d'espèces utilisées pour déterminer les zones d'importance autour de l'archipel de Kerguelen.

La partie Est de l'archipel de Kerguelen ressort largement dans l'étude des trajets bruts aussi bien que dans le calcul du TPPS combiné et dans les prédictions d'utilisation de la zone par le panel d'espèces sélectionnées. Du fait de la localisation des colonies d'études à partir desquelles les animaux ont été équipés des dispositifs télémétriques, l'importance de l'Est de l'île était attendue (Fig. 20). Cette zone, à l'abord des colonies principales de la plupart des espèces suivies ici, est en effet une zone de passage obligée pour les animaux qui partent en mer chercher leurs ressources alimentaires en raison de leur comportement de prédateurs à place centrale durant la période de reproduction. Pour cette raison, la distance à la colonie est un facteur extrêmement structurant dans la distribution des prédateurs supérieurs, et notamment des oiseaux marins (Garthe 1997). L'exercice réalisé en modélisant les prédictions pour les trois colonies de BBAL montre en effet que la localisation de la colonie est déterminante dans la définition de l'aire de distribution des individus (Annexe 3 - Fig. 11 & 12).



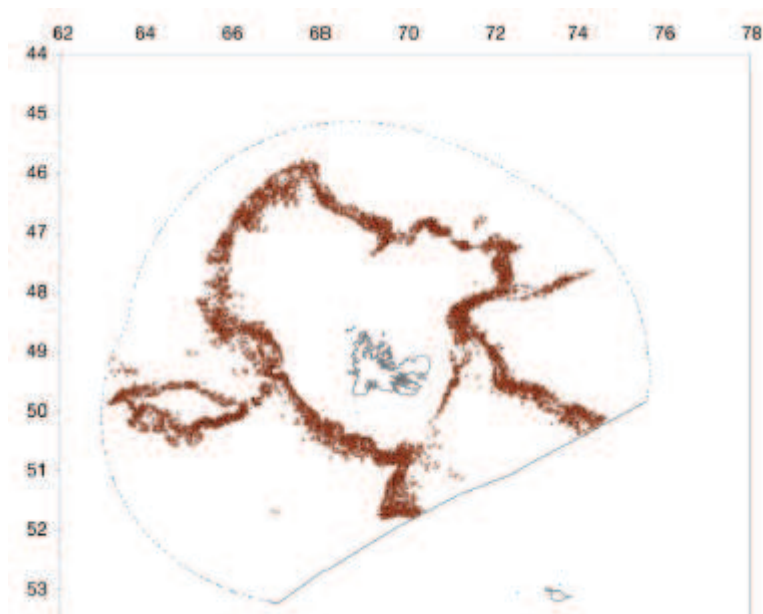
**Figure 20. Carte de situation des colonies d'origine des individus suivis par télémétrie depuis l'archipel de Kerguelen**

En dehors des abords immédiats des principales colonies, les analyses descriptives et les prédictions des modèles mettent en évidence la partie centrale du plateau de Kerguelen. L'importance de cette structure bathymétrique dans l'abondance des espèces de prédateurs marins supérieurs au sein de l'Océan Austral avait déjà été mise en évidence à travers une analyse d'observations en mer (Harris et al. 2007). Une analyse similaire à la nôtre, menée à partir de l'île australienne de Heard, au Sud-Est de Kerguelen, a également montré une

distribution fortement influencée par la bathymétrie chez plusieurs espèces d'oiseaux marins et de phoques (Hindell et al. 2011). Dans notre étude, c'est la partie Sud-Est en particulier qui est utilisée par un grand nombre d'espèces, parmi lesquelles plusieurs espèces présentant des statuts de conservation préoccupants (MAPE, WAAL). Les bords du plateau se révèlent également largement mis à profit, en particulier par les BBAL et les WAAL qui s'y nourrissent pendant la période de reproduction (Cherel et al. 2000, Pinaud & Weimerskirch 2007). Les caractéristiques topographiques du plateau et des bords de plateau favorisent en effet une forte productivité primaire qui tend à concentrer les proies dont les prédateurs supérieurs tirent profit.

Le Front Polaire apparaît également comme une structure déterminante dans la distribution des espèces des prédateurs de l'archipel de Kerguelen. Les valeurs observées et prédites sont maximales dans la zone comprise entre les côtes de l'île et la limite du Front Polaire. Les WCPE, KIPE et MAPE en particulier semblent utiliser activement les eaux de ce front. Cette structure océanographique est en effet bien connue pour être une zone d'alimentation privilégiée pour les manchots royaux, et vraisemblablement pour d'autres prédateurs supérieurs (Bost et al. 2009) en raison de l'augmentation de la productivité locale que les fronts favorisent (Pakhomov & Froneman 2000).

On observe un recouvrement assez important entre les distributions des prédateurs supérieurs de l'archipel de Kerguelen qui exploitent des paramètres océanographiques communs tels que des bathymétries faibles et les zones de rencontre de masses d'eaux. Les zones de présence prédites par nos modèles d'habitat concordent en particulier au niveau du plateau de l'archipel et des bords du plateau. C'est précisément au niveau de ces zones que les palangriers qui pêchent la légine australe opèrent autour de l'archipel (Fig. 21) (Duhamel et al. 2011). Il a par ailleurs déjà été démontré que les prédateurs supérieurs et les pêcheries avaient tendance à cibler les mêmes zones de forte productivité (Weimerskirch et al. 1997a). La plupart des espèces d'oiseaux marins font donc face à un risque direct d'interaction avec les bateaux de pêche, qui a posé de nombreux problèmes de captures accidentelles par le passé (Delord et al. 2005).



**Figure 21. Zones de pêche couvertes par les palangriers ciblant la légine australe dans la ZEE de l'archipel de Kerguelen entre 1999 et 2009 (à partir de Duhamel et al. 2011).**

La force de cette étude est de combiner les données issues de plusieurs espèces de prédateurs supérieurs présentant des régimes et des stratégies de recherche alimentaire contrastés. De plus, l'utilisation d'espèces d'oiseaux marins qui se nourrissent en surface, et de mammifères marins qui trouvent leurs proies plus profondément dans la colonne d'eau permet d'avoir un aperçu global de la localisation des zones de productivité dans notre zone d'étude. On observe que les résultats issus de l'analyse des trajets de l'ensemble des espèces d'une part, et des prédictions pour seulement 4 espèces de l'autre part offrent des résultats similaires et mettent en lumière les mêmes zones.

#### 4.4. Conclusion & Perspectives

Les résultats issus des cartes de prédictions réalisées à partir du panel d'espèces concordent très bien avec l'analyse des trajets bruts de l'ensemble de la communauté d'espèces. De ce fait, il apparaît que l'étude d'un nombre restreint d'espèces, sélectionnées sur la base de leurs régimes et stratégies alimentaires contrastés, est suffisante pour mettre en évidence les zones d'importance autour de l'archipel de Kerguelen.

Dans le cadre d'une mise en place d'AMP autour de l'archipel, dans le but de compléter la réserve existant déjà au niveau des îles de Heard et McDonald, une zone

apparaît clairement à la fois dans nos analyses de trajets bruts et dans les prédictions modélisées à partir du panel d'espèces sélectionnées pour représenter les différentes stratégies de recherche alimentaire des prédateurs supérieurs de l'archipel. L'aire comprise entre les côtes Est de l'île est la limite du Front Polaire apparaît comme une zone de très forte utilisation, notamment en raison de la proximité avec les principales colonies d'oiseaux et de mammifères marins de l'île.

Cependant, pour compléter cette étude, il serait intéressant d'utiliser également des données issues d'autres espèces, notamment d'oiseaux planctonophages, afin d'obtenir une image plus complète encore des zones d'alimentation utilisées par les espèces de prédateurs supérieurs de l'archipel. L'ajout d'espèces de petits pétrels par exemple permettrait d'inclure les données de distribution des zones d'abondance pour un nouveau compartiment du réseau trophique.

Les modèles prédictifs qui ont été développés dans cette étude ont permis de générer des prédictions de présence pour 4 espèces de prédateurs supérieurs. Toutefois, ces prédictions ont été uniquement appliquées aux colonies d'où les individus avaient été équipés. Ainsi, pour définir la distribution de nos espèces d'intérêt à l'échelle de l'intégralité de leur population, il serait intéressant d'appliquer les prédictions aux autres grandes colonies connues, et pour lesquelles aucune données télémétriques ne sont disponibles. Cet exercice permettrait de ce fait de s'affranchir du biais d'échantillonnage, qui tend à surestimer la partie Est de l'île dans nos analyses. Ce travail a déjà été réalisé pour les BBAL, pour lesquels on dispose des prédictions de distribution pour les deux autres colonies se trouvant respectivement au Nord de Kerguelen et au niveau de l'île de Heard (Annexe 3 - Fig. 11 & 12), mais il reste à compléter pour les 3 autres espèces.

Dans cette étude, les zones de distribution ont été identifiées pour plusieurs espèces parmi les prédateurs supérieurs suivis dans la zone d'étude, cependant, pour définir les zones-clé au sein de cette aire de distribution, les zones d'alimentation de ces espèces restent à identifier. Cette analyse a été réalisée de façon préliminaire pour les BBAL en fixant un seuil de vitesse pour identifier les zones où les oiseaux se sont alimentés durant leur trajet. Un modèle a ensuite pu être développé pour prédire les zones d'alimentation des

individus depuis la colonie à partir de laquelle ils avaient été suivis. Le modèle a ensuite pu être appliqué aux 2 autres grandes colonies de la zone d'étude afin d'obtenir un aperçu des habitats d'alimentation exploités par la population de BBAL durant la période de reproduction (Annexes – Fig. A1 à A3). Afin de pouvoir réaliser une carte des zones d'alimentation pour le panel d'espèces complet, il reste donc à développer ces modèles pour les 3 autres espèces.

### **Partie 3 : Utilisation d'une espèce indicatrice comme proxy de la distribution d'une communauté de prédateurs associés**



*Fous et frégates au coucher du soleil, île d'Europa, Canal du Mozambique  
© Aurélien Prudor*



## V - UTILISATION D'UNE ESPECE INDICATRICE COMME PROXY DE LA DISTRIBUTION D'UNE COMMUNAUTE DE PREDATEURS ASSOCIES

### 5.1. Introduction

Le milieu tropical et en particulier l'Océan Indien du Sud-ouest est une zone sous forte pression anthropique, notamment à travers les activités de pêche, avec une importante industrie thonière au large de la Somalie et des Seychelles mais également dans les eaux du Canal du Mozambique.

Dans ce milieu où les ressources sont rares et peu prévisibles, on observe des adaptations exceptionnelles du comportement de recherche alimentaire chez les prédateurs supérieurs. Pour maximiser l'acquisition de ressources, on peut en effet observer des associations entre les espèces qui dépendent en grande partie des poissons volants pour s'alimenter (Au & Pitman 1986, Jaquemet et al. 2005). Fréquemment, des agrégations multi-spécifiques d'oiseaux marins, majoritairement composés de sternes, fous et frégates, sont observées en mer associés à des dauphins et des thons qui agrègent leurs proies en les chassant (Fig. 22). La détection de ces agrégations est d'ailleurs largement utilisée par les pêcheurs pour localiser les bancs de thons dans le Canal du Mozambique.



**Figure 22. Floc de frégates, sternes et fous profitant des proies chassées par un thon jaune.**

Dans ce contexte particulier, la déplétion des prédateurs de sub-surface qui créent la majorité des opportunités d'alimentation pour les oiseaux marins pourrait avoir des conséquences dramatiques pour ces prédateurs associés. Toutefois, il est difficile de surveiller l'équilibre de cet écosystème complexe, c'est pourquoi l'identification d'une espèce indicatrice se révélerait précieuse pour en évaluer le bon état écologique et le potentiel impact de la pêche sur les stocks de thons.



Les frégates ont développé des adaptations inédites à leur environnement puisqu'elles ne peuvent pas se poser sur l'eau mais dépendent de ressources marines. En raison de cette particularité qui en fait des commensaux obligatoires des prédateurs de sub-surface, et grâce à leur grande capacité de dispersion dans le Canal du Mozambique, elles semblent ainsi représenter une espèce idéale pour indiquer la présence d'autres prédateurs au sein de leur habitat.

Dans un contexte où la balance entre des moyens financiers limités et la nécessité de mettre en évidence les zones d'importance pour la biodiversité est difficile à équilibrer, le développement d'espèces indicatrices pour optimiser tout à la fois les coûts financiers et l'effort d'échantillonnage et d'analyse est d'autant plus décisif. En se basant à la fois sur les particularités de cet écosystème et sur celles des espèces qui y évoluent, on a donc cherché à vérifier l'hypothèse qu'en étudiant la distribution d'une seule espèce, les frégates, on puisse en déduire la distribution des espèces avec laquelle on les trouve traditionnellement associées.

Pour vérifier l'hypothèse, nous avons donc comparé les données de distribution de plusieurs espèces d'oiseaux marins et de prédateurs de sub-surface. Les résultats obtenus à partir de plusieurs méthodes d'acquisition de données (observations en mer effectuées à partir de bateaux et d'avions, télémétrie), et de traitement de données (cartes de densité, kernels, modèles d'habitat) ont donc été confrontés pour déterminer si les résultats obtenus par chaque méthode étaient en adéquation ou au contraire, si ils étaient complémentaires car mettant en évidence des patrons différents.

## 5.2. Principaux résultats

Les données télémétriques collectées sur les frégates ont été comparées aux données d'observations en mer de frégates, sternes brunes, fous et prédateurs de sub-surface (petits delphinidés et thons) réalisées au cours de campagnes océanographiques dans le centre du Canal du Mozambique et lors d'un survol aérien dans la région des Comores au cours de la période de reproduction de ces espèces (été austral, i.e. septembre à décembre). Des modèles d'habitat ont été réalisés à partir des données télémétriques et des observations effectuées à partir des bateaux (voir Annexe 5 pour le détail des méthodes).

#### *5.2.1. Patrons de distribution observés*

Durant la période de reproduction, les observations en mer aussi bien que les données télémétriques montrent que les frégates sont principalement distribuées dans le centre du Canal du Mozambique, aux alentours de l'île d'Europa, et dans la partie occidentale du Canal (Annexe 5 – Fig. 1a & b). Au Nord, les données télémétriques des oiseaux non reproducteurs et les observations par survol aérien nous montrent également une importante concentration d'individus autour de l'archipel des Comores (Annexe 5 - Fig. 1b & c).

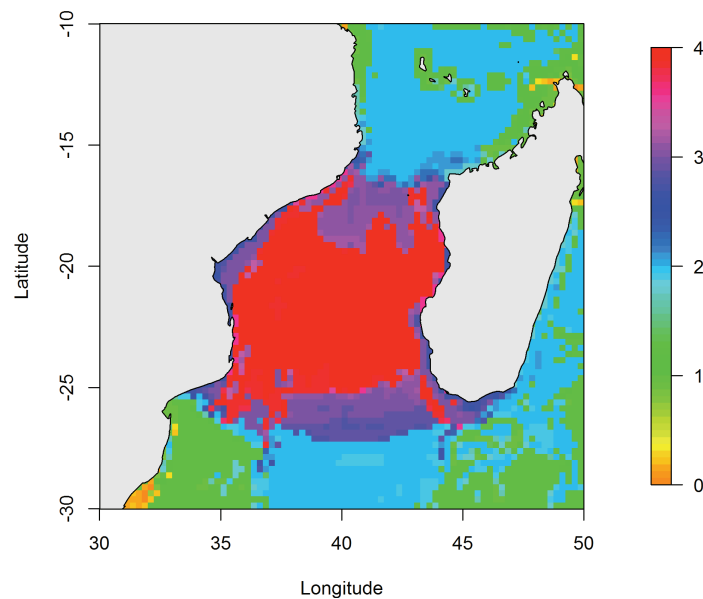
Les sternes brunes sont quant à elles très océaniques et largement distribuées sur toute la zone d'étude (Annexe 5 - Fig. 3a). Les espèces de fous sont pour leur part inféodées à leurs colonies (Europa et les Comores), avec des aires de répartition beaucoup plus restreintes (Annexe 5 - Fig. 3b). Enfin, les prédateurs de sub-surface sont largement distribués dans la zone d'étude, préférentiellement en zone océanique (Annexe 5 - Fig. 5a).

#### *5.2.2. Zones d'importance pour les prédateurs du Canal du Mozambique*

Des modèles de distribution ont été réalisés à partir des données d'observations en mer pour les trois groupes d'espèces d'oiseaux marins et pour les prédateurs de sub-surface. Des cartes de probabilité de présence moyennes ont ensuite été générées à partir de la climatologie des données environnementales pendant la période d'étude. Il apparaît que les prédictions obtenues pour ces quatre groupes d'espèces concordent largement dans la partie centrale du Canal du Mozambique, notamment autour de l'île d'Europa (Annexe 5 - Fig. 2c, 4a, 4b, 5b)

Ces cartes de probabilité de présence ont été divisées en zones « favorable » et « non favorable » sur la base d'un seuil où la sensibilité (capacité à bien prédire les présences) et la spécificité (capacité à bien prédire les absences) de chaque modèle était maximale. Ces cartes ont ensuite été sommées entre espèces.

La carte de recouvrement des zones favorables ainsi obtenue met en évidence le centre du Canal du Mozambique (Fig. 23). Cette zone, comprise entre les côtes du Mozambique et celles de Madagascar, semble donc posséder des paramètres océanographiques adéquats pour les quatre groupes d'espèces. Elle est ainsi principalement caractérisée par une bathymétrie forte, des concentrations en chlorophylle faibles et des températures plutôt élevées.



**Figure 23. Carte de recouvrement des zones favorables pour les 4 différents groupes d'espèces**

### 5.3. Discussion

Les différentes méthodes d'acquisition de données de distribution utilisées dans cette étude, télémétrie et observations en mer par bateau et avion, fournissent des résultats concordants.

En effet, les zones de reproduction correspondant aux alentours d'Europa et à la partie occidentale du Canal sont mises en évidence aussi bien par les suivis télémétriques des frégates que par les observations en mer. Les zones d'hivernage sont pour leur part révélées par les suivis télémétriques des oiseaux non reproducteurs et les observations de la campagne de survol aérien, avec une forte concentration d'oiseaux autour de l'archipel des Comores.

La distribution des sternes, largement réparties dans les zones océaniques du Canal, et les fous, concentrés autour de leurs colonies d'Europa et des Comores, est mise en évidence de façon concordante par les observations en mer par bateau et les résultats du survol aérien. Enfin, les patrons de distribution des prédateurs de sub-surface obtenus par chacune de méthodes d'observations en mer coïncident, avec des animaux principalement répartis dans les eaux océaniques du Canal.

Les modèles prédictifs développés pour les frégates, à la fois à partir des données télémétriques et des observations en mer issues des campagnes océanographiques donnent des résultats très similaires. Lorsque la distance à la colonie est intégrée aux modèles, la zone centrale du Canal abrite les plus fortes probabilités de présence de l'espèce, reflétant la distribution des oiseaux reproducteurs. Dans les modèles ne comportant pas ce terme, les plus fortes probabilités de présence se trouvent comprises entre l'île d'Europa et l'archipel des Comores, reflétant ainsi la distribution des oiseaux non reproducteurs (Weimerskirch et al. 2006).

Comme attendu, les habitats favorables pour les frégates se recouvrent largement avec celui des sternes et fous. Ce résultat est en adéquation avec les stratégies d'alimentation en association au sein des flocs multi-spécifiques observés dans le Canal du Mozambique et dans d'autres milieux tropicaux (Au & Pitman 1986, Ballance et al. 1997, Jaquemet et al. 2004). De plus, il apparaît également que ces zones se recouvrent avec celles prédites pour les prédateurs de sub-surface du Canal, ce qui semble en accord avec le rôle important des espèces de thons et de delphinidae dans l'agrégation des proies en surface et dans la création d'opportunités d'alimentation pour les communautés d'oiseaux marins tropicaux (Au & Pitman 1986, Ballance et al. 1997).

Les zones d'importance pour les prédateurs supérieurs du Canal du Mozambique se révèlent donc être en premier lieu les abords des principales colonies de reproduction des frégates, sternes brunes et fous, à savoir l'île d'Europa et de Juan de Nova dans la partie centrale du Canal (Le Corre & Jaquemet 2005) (Fig. 23). La distance à la colonie a en effet été démontrée comme un facteur déterminant dans la distribution des oiseaux marins (Ford et al. 2004), ce qui est cohérent avec leur comportement de prédateurs à place centrale en période de reproduction. L'effet de la colonie est d'autant plus important pour les espèces qui ont une aire de distribution limitée telles que les fous (Jaquemet et al. 2005, Weimerskirch et al. 2005).

La partie Ouest, près des côtes du Mozambique apparaît aussi comme une zone exploitée par les espèces étudiées ici. Cette zone correspond en effet à une forte activité tourbillonnaire, caractérisée par une augmentation locale de la productivité biologique à la frontière de ces structures (Sabarros et al. 2009). Les propriétés des tourbillons sont ainsi connues pour attirer les prédateurs supérieurs, et notamment les frégates, qui trouvent

dans ces zones récurrentes une plus forte abondance de proies que dans le reste du Canal (Weimerskirch et al. 2004, De Monte et al. 2012).

La zone mise en évidence dans cette étude concorde également avec un hotspot de distribution déterminé précédemment à partir de plusieurs espèces d'oiseaux marins, zone qui coïncide également avec une zone de menaces potentielles représentées par les activités de pêche et le trafic maritime (Le Corre et al. 2012).

#### 5.4. Conclusion & Perspectives

Les différentes méthodes d'acquisition des données de distribution concordent relativement bien dans cette étude. Cependant, bien que les résultats obtenus soient très similaires, leur complémentarité est intéressante puisqu'elle permet de définir une image globale de la distribution des frégates, indépendamment des biais traditionnellement associés à chaque méthode.

En effet, la force des observations en mer, quelle que soit la plateforme, repose ici dans le fait qu'elles ont permis de décrire la distribution à large échelle (les observations couvrant la majorité de la surface de notre zone d'étude) de toutes les espèces étudiées, quelle que soit leur colonie de provenance. De plus, les données brutes ont pu confirmer l'association effective de ces espèces lors des événements d'alimentation observés, validant de ce fait notre postulat de départ. Toutefois, ces données seules n'auraient pas été suffisantes pour obtenir toutes les informations nécessaires à la compréhension de la distribution observée des frégates.

Ainsi, les données télémétriques nous ont permis de définir l'aire de répartition des individus provenant de la plus grande colonie du Canal du Mozambique et les zones les plus utilisées lors de la période de reproduction. Ces données nous ont également permis de définir la distribution post-reproductrice de ces oiseaux, c'est-à-dire leur migration vers les Comores, et ainsi de mieux comprendre l'origine et le stade des oiseaux observés à l'occasion des campagnes océanographiques et des survols.

Il apparaît que, comme attendu, les préférences d'habitat des frégates se recoupent largement avec celles des espèces qui lui sont associées dans les flocs d'alimentation, ce qui

ferait des frégates un bon indicateur de la distribution des espèces de prédateurs du Canal du Mozambique à large échelle.

Toutefois, pour aller plus loin dans cette étude, il serait intéressant d'équiper les oiseaux avec des GPS afin d'obtenir des localisations à fine échelle et de connaître l'altitude des individus équipés, dans le but d'identifier les zones précises utilisées par les oiseaux pour s'alimenter. En croisant ces données avec les informations comportementales recueillies sur les espèces observées lors des campagnes d'observations en mer, il serait alors possible de mettre en évidence, au sein des habitats identifiés dans cette étude, les zones où ces différentes espèces s'alimentent effectivement en association. Une telle étude permettrait ainsi de définir si, au-delà de la distribution, les frégates sont également de bons prédicteurs à fine échelle des zones d'alimentation de leurs espèces associées.

## **Discussion générale**

## VI - DISCUSSION GENERALE

De plus en plus, les prédateurs supérieurs se retrouvent au centre des politiques de conservation. On leur prête en effet de nombreux statuts parmi lesquels ceux d'espèces parapluie, mais aussi d'espèces indicatrices, clés de voute ou encore porte-drapeau. Les prédateurs supérieurs, visibles et faciles à étudier sont des espèces privilégiées pour étudier des domaines aussi variés que la contamination en métaux lourds de l'environnement, les changements climatiques ou encore l'abondance de proies, en faisant donc de bon modèles pour le choix d'espèces indicatrices (Weimerskirch et al. 2003b, Wanless et al. 2007, Carravieri et al. 2014). De plus, leur place élevée dans la chaîne alimentaire en fait des espèces structurantes pour l'abondance des taxons inférieurs, via les cascades trophiques, ce qui leur confère un rôle de clé de voute dans le milieu (Baum & Worm 2009). Enfin, la valeur symbolique et patrimoniale de certaines espèces en fait d'excellents porte-drapeaux auprès des gestionnaires et du grand public, facilitant notamment la mise en place de réserves. Pour toutes ces raisons, leur valeur au niveau scientifique tout autant que patrimoniale est déterminante dans la gestion des efforts de conservation.

### 6.1. Etude de la distribution en mer

#### *6.1.1. Acquisition des données*

Malgré les progrès techniques qu'ont connus les dernières décennies, l'étude de la distribution en mer des espèces de prédateurs supérieurs reste un défi majeur.

Un grand nombre de technologies sont aujourd'hui disponibles pour acquérir des informations sur la distribution des espèces marines, avec le développement et la démocratisation des systèmes ARGOS, GLS et GPS (Weimerskirch et al. 2003b, Ropert-Coudert & Wilson 2005). Cependant aucune de ces méthodes ne s'est imposée par rapport aux autres dans les études télémétriques, car chacune d'elle comporte bien évidemment à la fois des avantages et des inconvénients, la limitation principale de la télémétrie étant la nécessité d'une balance entre l'autonomie des appareils, leur coût, la précision et la fréquence des données collectées. Enfin ces choix technologiques dépendent également des espèces ciblées et de leur taille, ainsi que du statut des individus, par exemple pour la plupart des espèces d'oiseaux marins suivis, les efforts se sont portés sur les adultes



reproducteurs ou post-reproducteurs, alors que les immatures représentent chez les espèces longévives une proportion importante de la population, mais nécessitent des techniques de suivis différents de celles utilisées pour les adultes.

D'un autre côté, la méthode traditionnelle pour obtenir des informations sur la distribution des espèces demeure la réalisation d'observations en mer, qu'elles soient réalisées à partir d'un bateau ou d'un avion. Elle reste encore largement utilisée pour la possibilité qu'elle offre d'obtenir, à l'échelle d'un milieu, une représentation instantanée de la communauté d'espèces et de leurs interactions (e. g. Ballance et al. 1997, Jaquemet et al. 2004, Mannocci et al. 2014). Cette méthode reste toutefois très coûteuse car elle nécessite la mise en place de moyens à la mer. La plupart du temps, ces campagnes sont donc opportunistes et couplées à des campagnes océanographiques, rendant l'établissement de protocoles systématiques difficiles à mettre en place.

Le choix de l'une ou l'autre de ces méthodes pour acquérir des données de distribution est alors conditionné par le type d'étude mis en œuvre, à savoir les espèces ciblées ainsi que l'échelle temporelle et spatiale de l'étude. Dans notre cas, l'utilisation de chacune de ces méthodes s'est révélée profitable dans la détermination des habitats utilisés par nos espèces d'intérêt, mais surtout, elles se sont révélées complémentaires.

En effet, les campagnes d'observations en mer dans le Canal du Mozambique nous ont apporté des informations globales sur la distribution des cétacés, pour lesquels les études télémétriques sont difficiles à mettre en œuvre à grande échelle (mais voir Balmer et al. 2014), mais aussi pour les oiseaux marins provenant de toutes les colonies de la zone d'étude. De plus, les observations en mer fournissent des informations inestimables sur l'association en temps réel des espèces dans les agrégations d'alimentation, ce que la télémétrie ne permet que de présumer ou d'aborder de façon partielle (notamment grâce à l'utilisation de caméras).

D'un autre côté, l'utilisation de la technologie ARGOS a été précieuse pour obtenir des patrons de distribution à fine échelle spatiale et s'étendant sur plusieurs semaines à plusieurs mois. De plus, sans ces équipements, la collecte des données de localisation des pétrels géants juvéniles n'aurait pas été possible puisque les individus ne revenant à leur colonie que plusieurs années après leur envol du nid, il aurait de ce fait été impossible de récupérer les balises.

L'extrême autonomie des GLS, quant à eux, nous a permis d'obtenir des informations inédites sur la distribution hivernale des adultes pétrels géants se reproduisant dans l'Océan Indien Sud, qui sont peu accessibles durant cette période. Le manque de précision des localisations obtenues corrigé grâce à la correction des latitudes par la température a ainsi rendu possible la description à large échelle de leurs mouvements tout au long de l'année.

Ces travaux de thèse, et en particulier le Chapitre 3, ont permis la comparaison des résultats issus de plusieurs techniques d'acquisition, ce qui a encore été relativement peu documenté dans la littérature (mais voir Briggs et al. 1985b, Camphuysen et al. 2004, Southall et al. 2005). De plus, nos études ont montré l'apport précieux de la combinaison de ces différentes méthodes d'acquisition de données dans les études de distribution en mer. En les associant judicieusement il est alors possible de tirer le meilleur parti des informations qu'elles peuvent fournir (e.g. Hyrenbach et al. 2006, Louzao et al. 2009, Camphuysen et al. 2012) sans être limité par leurs inconvénients (manque d'autonomie, de précision, coût élevé...). Ces études rendent ainsi possible à la fois la détermination de l'habitat utilisé à l'échelle d'une espèce grâce aux observations en mer, tandis que les suivis télémétriques permettent la mise en évidence de zones d'alimentation précises à l'échelle des individus (Louzao et al. 2009). Il est également possible de déterminer les zones d'alimentation d'une espèce donnée grâce aux informations comportementales relevées pendant les observations en mer, tandis que la télémétrie permet ensuite de définir la provenance des oiseaux qui utilisent ces différentes zones (Camphuysen et al. 2012). La combinaison de plateformes est de ce fait indispensable pour couvrir à la fois l'échelle individuelle et spécifique au sein d'une même étude.

#### *6.1.2. Traitement des données*

Les méthodes d'analyse des données de distribution sont variées, et nous en avons utilisé trois en particulier dans cette étude. En ce qui concerne les méthodes descriptives, nous avons privilégié l'analyse de kernels de densité et le calcul du temps passé par secteur. La modélisation quant à elle a été utilisée pour prédire la distribution des espèces étudiées.

L'analyse des kernels de densité a été réalisée pour mettre en évidence les zones importantes dans la distribution des espèces. Cette méthode de représentation, basée sur le calcul de probabilité de trouver les individus dans un périmètre donné, permet d'avoir une vision globale à la fois de l'étendue du domaine vital de l'espèce, mais aussi des zones-clé au

sein de ce domaine. Cette méthode est particulièrement adaptée aux données télémétriques qui ont une fréquence régulière, d'autant plus que l'analyse des kernels ne requiert pas l'indépendance des données (De Solla et al. 1999). Elle se prête notamment très bien pour les localisations issues des GLS, d'autant plus que le calcul des kernels ne nécessite pas une grande précision des données grâce à la détermination du facteur de lissage qui permet de prendre en compte ce paramètre. Ainsi, pour l'analyse des données des pétrels géants, le calcul de kernels de densité s'est révélé idéal là où des analyses plus fines n'auraient pas été pertinentes au vu de l'imprécision des données. De plus, l'utilisation des kernels dans l'analyse de la distribution des oiseaux marins peut se révéler aussi efficace que des méthodes plus complexes tels que les state space models ou le first passage time, puisque ces trois méthodes reposent sur la même hypothèse, à savoir qu'une vitesse moindre observée chez un individu correspond à une plus importante exploitation du milieu (Tancell et al. 2013). Cependant, dans le cas des balises ARGOS fonctionnant en duty-cycle, cette représentation n'est pas adaptée puisqu'elle surestime les zones visitées pendant les périodes de transmission alors que celles qui sont fréquentées pendant les périodes OFF ne sont pas représentées.

En revanche, le calcul de temps passé par secteur est tout à fait adapté dans ce cas puisqu'il repose sur une interpolation linéaire des localisations pour recréer les trajectoires. De plus, cette représentation grillée des trajets individuels permet notamment de mettre en évidence et de comparer l'utilisation de l'habitat entre groupes ou entre espèces. Le calcul du TPPS a ainsi été très utile dans la représentation du risque d'interaction entre les pétrels géants et les pêcheries à la palangre au large de Crozet, ou encore dans l'identification des zones les plus utilisées par la communauté de prédateurs de l'archipel de Kerguelen. Toutefois, dans le cadre de l'étude de la distribution, cette méthode ne se prête correctement qu'aux données télémétriques puisqu'elle nécessite des données sous forme de trajectoires, ainsi elle n'a pas pu être appliquée aux observations réalisées dans le Canal du Mozambique.

Dans toutes ces études, la modélisation, qu'elle soit descriptive ou prédictive, a été un outil précieux pour comprendre les facteurs influençant la répartition des espèces dans leur milieu. La variété des techniques de modélisation disponibles (voir Hegel et al. 2010) rend cet outil statistique adaptable à un grand nombre de cas, lui permettant de s'ajuster à tout type de réponse de l'individu à son environnement. La puissance des modèles réside

dans la possibilité d'extrapoler les habitats favorables pour une espèce donnée à partir de trajets ou d'observations limités dans le temps et dans l'espace. Ces modèles nous ont ainsi permis de décrire et prédire les zones d'importance pour ces espèces à l'échelle de nos zones d'étude.

Toutefois, il est important de garder à l'esprit que les modèles prédictifs développés pour les espèces étudiées au cours de ces travaux de thèse correspondent à l'habitat disponible, et non pas nécessairement à l'habitat utilisé par ces espèces. En effet, le concept de la niche écologique s'est vu raffiné depuis la définition originelle de Hutchinson (1957) et la distinction est désormais faite entre la niche fondamentale, qui regroupe les paramètres favorables à la présence d'une espèce, et la niche réalisée, où l'espèce est compétitivement dominante (Pulliam 2000). Des paramètres complexes tels que la compétitivité intra ou interspécifique régissent la présence des espèces dans les habitats qui leur sont favorables. Même si il est difficile parfois d'obtenir les informations relatives à la distribution des espèces ou populations compétitrices, pour être au plus près de la réalité, les modèles de distribution des espèces devraient les prendre en compte.

Enfin, la nature dynamique du milieu marin brouille fréquemment la compréhension des relations qui unissent les organismes à leur environnement, notamment en raison du laps de temps existant entre la variation d'un paramètre et la réponse de l'individu. En effet, les données satellitaires ne nous offrent souvent que des proxys de la distribution des proies, à savoir les données de concentration en chlorophylle *a*, alors que les espèces considérées dans ces travaux de thèse sont des prédateurs supérieurs et se nourrissent dans des compartiments se trouvant la plupart du temps à plusieurs niveaux trophiques de la production primaire. Il existe bien évidemment un laps de temps nécessaire avant qu'un bloom phytoplanctonique ne soit exploité par des consommateurs primaires qui seront ensuite eux-mêmes consommés par des prédateurs primaires qui représentent souvent les proies de nos espèces d'intérêt. De plus, il a été montré que les individus peuvent répondre différemment aux paramètres environnementaux en fonction de l'échelle temporelle considérée (Hyrenbach & Veit 2003). C'est pourquoi dans le milieu océanique plus encore qu'en milieu terrestre, il est essentiel de prendre en compte la variabilité des paramètres environnementaux et de systématiquement coupler des cartes d'incertitude aux cartes de prédictions générées par les modèles de distribution.

## 6.2. Détermination de hotspots, forces et faiblesses

Dans un contexte où le décalage entre la nécessité de protéger des espèces et des milieux toujours plus menacés et les moyens logistiques et financiers mis en œuvre sont à leur paroxysme, la détermination de hotspots apparaît comme une méthode particulièrement adaptée aux enjeux de conservation actuels. Appliquée à ces travaux de thèse par exemple, la détermination de hotspots a été extrêmement utile pour mettre en évidence les zones d'importance pour les prédateurs supérieurs aussi bien en milieu tropical que subantarctique.

### *6.2.1. Importance des espèces sélectionnées*

Toutefois, l'utilisation des hotspots de prédateurs comme proxy de la biodiversité totale est à considérer avec précaution dans les politiques de conservation. En effet, dans de nombreuses études, une espèce ou un groupe fonctionnel est utilisé pour évaluer la biodiversité globale d'un milieu, or la mesure de biodiversité totale repose souvent uniquement sur un nombre limité d'autres groupes, sensé eux-mêmes la représenter (Sergio et al. 2006). De ce fait, on peut imaginer qu'en l'absence d'un recensement exhaustif des espèces de ces milieux, la concordance entre les hotspots d'espèces de prédateurs indicatrices et des groupes taxonomiques inférieurs pourraient différer suivant le choix de ces groupes ou même suivant l'échelle géographique (Cabeza et al. 2008). De plus, certaines études uniquement focalisées sur quelques grands groupes taxonomiques (amphibiens, reptiles, insectes...) ont parfois montré peu de recouvrement entre les hotspots identifiés pour chacun de ces groupes (Reid 1998).

Il apparaît donc que le choix des espèces-cibles dans la détermination des hotspots de biodiversité est crucial. Pour représenter au mieux la diversité des habitats d'une communauté entière d'espèces, il est en effet primordial de choisir des espèces qui présentent des aires de distribution étendues, des préférences d'habitat généralistes et qui sont faciles à observer ou équiper de dispositifs télémétriques. Les oiseaux sont un choix particulièrement adapté, d'autant plus que leur capacité à « capturer » la distribution d'autres espèces a été démontrée dans plusieurs études (Brooks et al. 2001, Garson et al. 2002, Margules et al. 2002). De ce fait, de nombreuses études se sont basées sur la

distribution des oiseaux marins pour mettre en évidence des AMPs potentielles (Harris et al. 2007, Le Corre et al. 2012, Thaxter et al. 2012).

De plus, la connaissance des interactions interspécifiques et du fonctionnement de l'écosystème peut être précieuse dans le choix des espèces à suivre, basé sur des hypothèses écologiques plutôt que sur la capacité présumée d'un groupe taxonomique à représenter les autres groupes présents dans le milieu. Ainsi, dans l'analyse menée dans le Canal du Mozambique, nous nous sommes appuyés sur l'association trophique attestée des espèces de prédateurs que nous avons étudiées. Ainsi, la recherche d'un habitat favorable commun à des espèces s'alimentant sur les mêmes ressources apparaissant comme écologiquement pertinent. De la même façon, dans la détermination des zones d'importance au niveau de l'archipel de Kerguelen, sélectionner des espèces présentant des régimes alimentaires contrastés et montrant différentes étendues dans leurs aires de recherche alimentaire nous a permis d'avoir un aperçu global des zones d'alimentation sélectionnées et par extension, de la répartition des différentes composantes du réseau trophique de ce milieu.

#### *6.2.2. Hotspot versus complémentarité*

Le concept originel des hotspots de biodiversité, comme utilisé par Myers s'appliquait à l'ensemble du globe, pour identifier des zones dont l'étendue pouvait couvrir celle d'une nation (Myers 1988, 1990). Du fait de l'étendue géographique de la zone d'étude, il existait un recouvrement très faible entre les espèces mises en évidence au sein de ces hotspots. Cependant, le concept aujourd'hui utilisé dans les stratégies de conservation concerne des zones beaucoup plus restreintes. Lorsqu'on considère uniquement la richesse spécifique au sein d'une zone d'étude, les hotspots qui peuvent apparaître sont potentiellement des zones qui comportent les mêmes assemblages d'espèces, au détriment d'espèces plus rares dont la distribution ne se recouvre pas avec les hotspots identifiés (Lombard 2011). De ce fait, l'utilisation de hotspots de biodiversité pour identifier des zones candidates à la mise en place de mesure de conservation peut mener à une surreprésentation des espèces largement distribuées.

Une alternative à l'identification de hotspot, conçue pour résoudre le problème des espèces sous-représentées, est le concept de la complémentarité qui a vu le jour au début des années 90, introduit par Vane-Wright et collaborateurs (1991). En admettant que toutes les espèces coexistent rarement au même endroit, cette approche repose sur la sélection de

zones présentant des communautés d'espèces très différentes plutôt que des zones offrant la diversité spécifique maximale. En conséquence, les zones complémentaires englobent un nombre d'espèces plus important que les hotspots de biodiversité. Le principe statistique repose sur l'identification d'une zone de forte diversité, puis, l'identification d'une seconde zone de diversité parmi les espèces non encore représentées dans la première, et ainsi de suite jusqu'à atteindre la complémentarité totale (Vane-Wright et al. 1991).

En effet, en comparaison avec les hotspots déterminés sur la base de la richesse spécifique ou sur la rareté des espèces, les zones complémentaires ont montré une meilleure capacité à englober la totalité des espèces d'une région donnée (Williams et al. 1996). On peut facilement expliquer ce constat par le fait que la distribution des espèces rares est rarement incluse dans celle des espèces mieux représentées. Il a également été démontré qu'en sélectionnant un réseau complémentaire de zones abritant un certain groupe taxonomique, il était possible d'englober la complémentarité d'autres groupes taxonomiques (Kati et al. 2004).

En prenant l'exemple de la zone du plateau de Kerguelen, où une réserve existe déjà dans la portion australienne de la zone géographique dans laquelle notre étude a été menée, une approche complémentaire serait envisageable. Ainsi, dans le but de maximiser le nombre d'espèces protégées au sein du plateau de Kerguelen, il pourrait être intéressant d'identifier quelles espèces sont protégées par les limites de la réserve de Heard-McDonald pour sélectionner les espèces non représentées dans la proposition de réserve au niveau de l'archipel de Kerguelen. Par exemple, trois espèces d'albatros classées « En danger » suivant les critères UICN nichent sur l'archipel de Kerguelen tandis qu'elles sont absentes des îles Heard et McDonald : l'albatros fuligineux à dos sombre, l'albatros à tête grise et l'albatros à bec jaune. Elles représenteraient ainsi des espèces privilégiées à prendre en compte pour définir une AMP autour de Kerguelen dans une démarche de complémentarité.

Bien sur, cette approche suppose une très bonne connaissance des espèces peuplant la zone d'étude d'une part, et de leurs données de distribution d'une autre part, ce qui est rarement le cas. De plus, il a été démontré que la sélection de zones basées sur la complémentarité était biaisée en faveur des zones marginales de la distribution des espèces (Araújo & Williams 2001). C'est en effet à la périphérie de leur répartition que l'on observe le plus grand recouvrement entre espèces, même si elles y sont compétitrices. Il est alors discutable de cibler des zones où la présence d'une espèce peut fluctuer, notamment en

raison de phénomènes démographiques, pour protéger une population, à moins que les menaces les plus importantes pèsent précisément sur ces zones marginales. Il apparaît donc, à l'instar de l'identification de hotspots de diversité, que l'approche par complémentarité n'est pas exempte d'inconvénients.

Pour trancher en faveur de l'une ou l'autre des approches, hotspots de biodiversité ou sélection de zones complémentaires, la question est alors de déterminer si les efforts de conservation doivent être dirigés vers le plus grand nombre d'espèces ou vers les espèces les plus rares. Il apparaît également que l'approche par complémentarité devient plus intéressante dans les milieux où une zone de protection existe déjà, pour étendre les efforts de conservation aux espèces qui n'en bénéficient pas encore. Pour éviter d'ignorer les espèces rares lors de l'identification de hotspots de biodiversité, il est également possible d'utiliser une solution alternative en prenant en compte le degré de rareté des espèces pour pondérer l'analyse de ces hotspots.

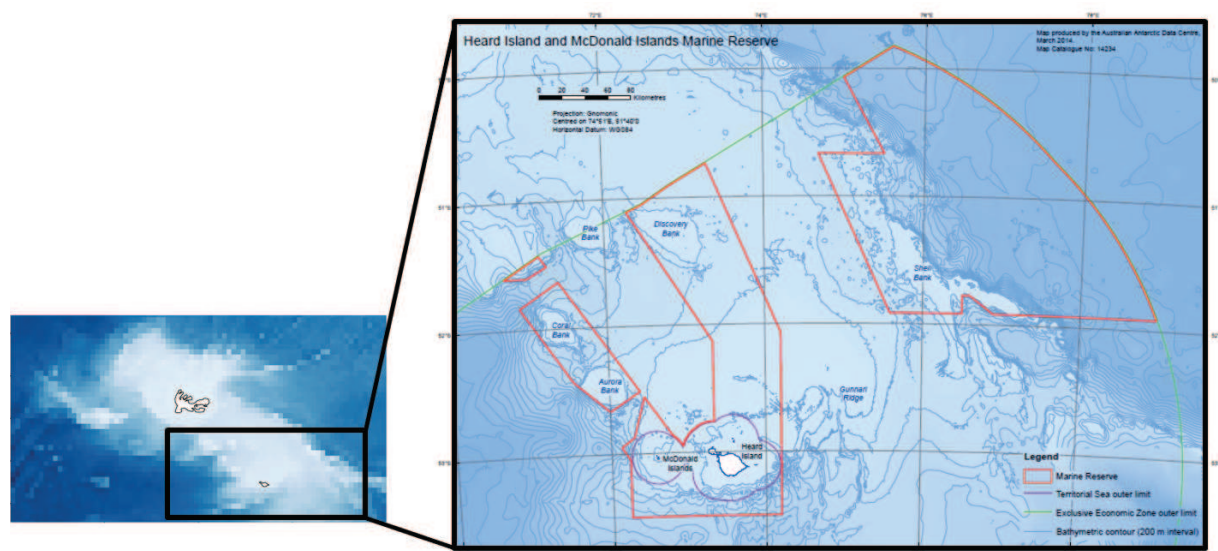
### 6.3. Implications pour la conservation des prédateurs supérieurs dans les TAAF

A l'heure où les efforts de conservation n'ont jamais été aussi encouragés et où les pressions anthropiques, en particulier la pêche à la palangre industrielle, sont fortes au sein des Terres Australes et Antarctiques Françaises, déterminer les zones d'importance pour la biodiversité est devenu un enjeu essentiel. En effet, avec la coexistence d'une faune exceptionnelle et de grandes pêcheries industrielles, ciblant la légine australe au sein des archipels subantarctiques et le thon autour des Eparses, mais aussi depuis la découverte récente des ressources pétrolières et gazières du Canal du Mozambique, les TAAF sont le théâtre d'enjeux commerciaux aussi bien qu'écologiques.

Le plateau de l'archipel de Kerguelen a déjà été identifié en tant que zone pilote pour une Aire Marine Protégée potentielle à l'occasion du « High Sea MPA Workshop » qui s'est déroulé à Malaga en 2003 (Gjerde & Breide 2003). Il correspond également à une zone identifiée par Birdlife International comme un secteur important pour la reproduction des espèces de procellariiformes (2004, 2006). L'importance de cette zone a été démontrée au niveau de la richesse spécifique, de la densité d'oiseaux et du statut de conservation des espèces qui s'y reproduisent (Harris et al. 2007). Enfin, cette zone est soumise à une forte intensité de pêche, en particulier celle de la pêche illégale, non déclarée et non réglementée.



Une partie des eaux côtières de l'archipel de Kerguelen a déjà été classée comme réserve marine à l'occasion de la mise en place de la Réserve Naturelle des TAAF en 2006 (Fig. 4). Dans la partie australienne du plateau, les îles de Heard et McDonald possèdent également une aire marine protégée depuis 2002 (Fig. 24).



**Figure 24. Réserve marine des îles australiennes Heard et McDonald**

Le Canal du Mozambique quant à lui a vu la mise en place de l'aire marine protégée de Maputo en 2012. Cette zone côtière définie autour des archipels mozambicains Primeiras et Segundas, constitués par une chaîne de dix îles coralliennes, représente la plus grande réserve marine africaine. Elle abrite notamment des lieux de ponte de tortues vertes et des zones d'alimentation utilisées par les dugongs. Elle est complétée par un réseau de zones établies le long des côtes du pays (Wells et al. 2007) (Fig. 25), ainsi que 6 parcs considérés comme des aires marines protégées autour de l'archipel des Seychelles (Francis et al. 2002) et une aire marine protégée définie autour de l'archipel des îles Glorieuses.

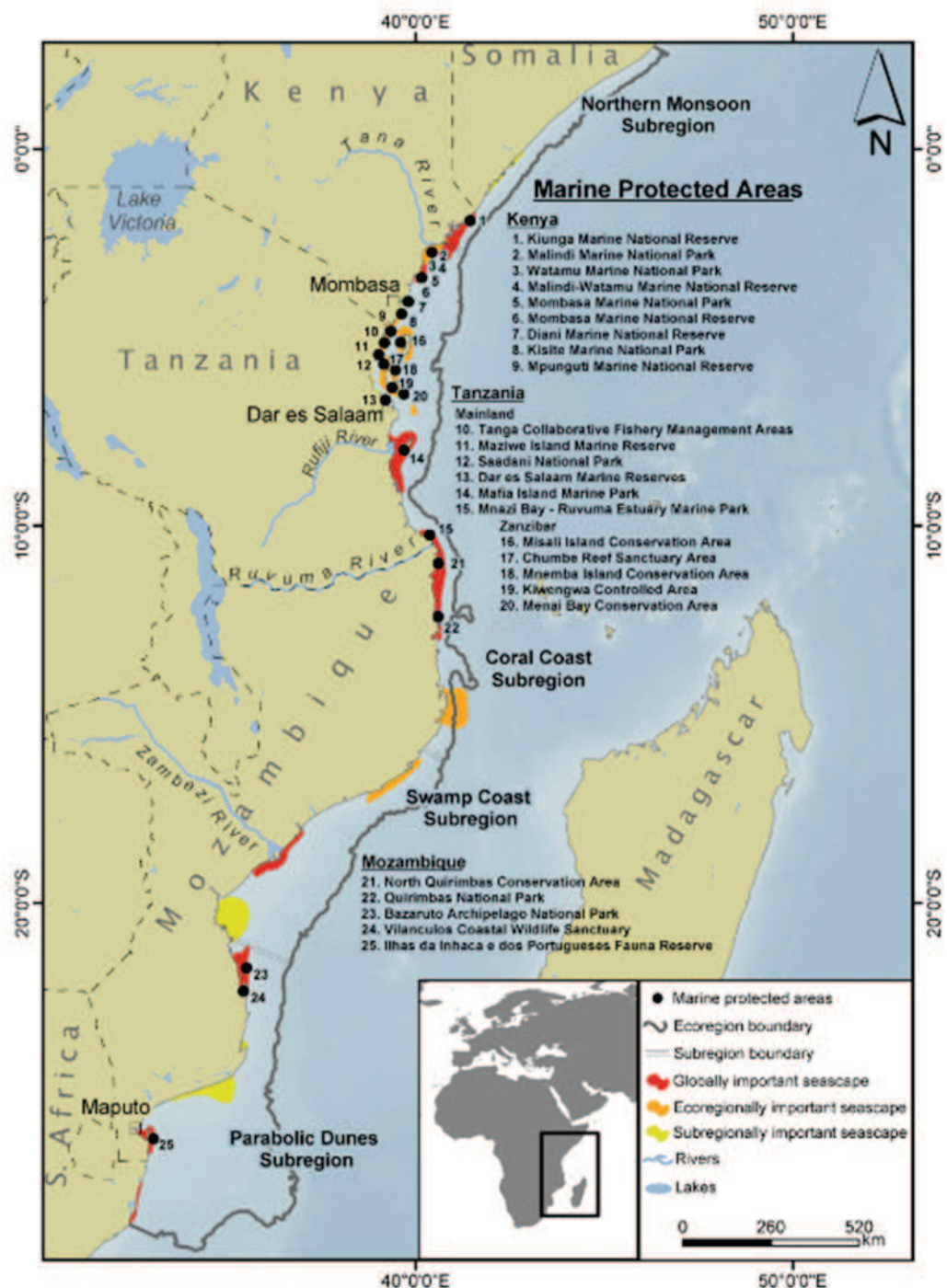


Figure 25. Carte des Aires Marines Protégées et des Ecorégions Marines d'Afrique de l'Est.

Toutefois, ce réseau émergent de zones protégées reste encore incomplet. De plus, les zones classées ne correspondent pas aux zones d'importance qui ont été mises en évidence au cours de ces travaux de thèse. Les espèces étudiées dans les différents chapitres de cette thèse ne bénéficient donc pas encore des mesures qui ont déjà été mises en place. De ce fait, nos travaux pourraient donc fournir une base à de nouvelles propositions de zones de conservation potentielles au sein des TAAF.

Pour finir, la définition et la gestion d'une AMP ne dépend pas uniquement de sa dimension écologique. Un de ses principaux enjeux est en effet de donner un cadre à la réglementation des activités humaines. La pêche en particulier représente souvent le point le plus sensible. En effet, les navires de pêche et les prédateurs supérieurs ciblant préférentiellement les zones de forte productivité biologique, les interactions sont inévitables qu'elles soient directes (e.g. captures accidentelles) ou indirectes (e.g. compétition pour les ressources). Le défi est alors de prendre en compte à la fois les intérêts écologiques du milieu et les intérêts économiques, mais cette tâche, bien que délicate, n'est pas impossible. L'AMP de Géorgie et des Sandwich du Sud représente un exemple de gestion concertée réussie. Mise en place en 2012, cette réserve de plus d'un million de kilomètres carrés comprend notamment plusieurs zones « sans prélèvement » parmi les principales aires d'alimentation de plusieurs espèces nichant dans ces archipels. Les limites de la saison de pêche ont également été aménagées afin de ne pas chevaucher la saison de reproduction de la plupart des espèces sensibles de ces archipels. De la même façon, il n'est pas systématique que les intérêts écologiques et économiques soient contraires : dans le cas de la mise en place d'une AMP autour des îles Marion et du Prince Edward, en Afrique du Sud, la décision de créer une réserve marine visait autant à la protection des espèces d'oiseaux marins et de phoques qu'au recouvrement du stock déclinant de légine australe afin d'augmenter, à terme, le rendement d'une pêche en déclin (Lombard et al. 2007).



## **Perspectives**

## VII - PERSPECTIVES

Les jeux de données portant sur les oiseaux marins sont souvent les mieux référencés dans l'étude de la distribution des organismes marins, en particulier dans les zones de haute mer. Ce groupe taxonomique reste donc un candidat privilégié pour évaluer des zones potentielles dans les processus de mises en place de zones de protection.

Toutefois, du fait des limitations de la détermination de hotspots utilisant des organismes de niveau trophique élevé pour généraliser les zones de forte biodiversité, il est important de garder en tête que l'étude seule de la distribution des prédateurs supérieurs dans un milieu donné n'est qu'un proxy des zones de concentration potentielle d'autres groupes du réseau trophique. Dans une démarche rigoureuse, il est indispensable de considérer ces autres groupes que représentent les producteurs, consommateurs et prédateurs primaires. Même si l'étude de la distribution des prédateurs supérieurs nous fournit des informations sur la distribution de leurs proies, il est souhaitable de vérifier cette concordance par une étude de ces taxons. Ce n'est que la complémentarité d'études portant sur différents groupes fonctionnels qui peut assurer à des gestionnaires de définir des zones de protection pertinentes.

Par exemple, dans le cas de la réserve marine des îles de Heard et McDonald, voisines australiennes de l'archipel de Kerguelen et reposant sur le même plateau insulaire, la proposition de définition des frontières de la réserve a reposé aussi bien sur la présence d'espèces de prédateurs supérieurs, que sur la valeur culturelle et historique des deux îles, les caractéristiques uniques des environnements benthiques et pélagiques, et la richesse des types d'habitats présents dans la zone (Department of the environment and heritage 2002).

Dans nos cas d'études, en plus des zones d'importance mises en évidence à travers la distribution des prédateurs supérieurs, les facteurs pouvant définir des limites à des AMPs potentielles devraient également prendre en compte la distribution des taxons de niveau inférieur, par exemple en mettant en place des campagnes à la mer pour définir les zones d'abondance récurrentes de poissons pélagiques d'années en années. C'est cette approche qui sera utilisée pour la mise en place de l'AMP de Kerguelen dans le cadre de la réflexion en cours entre l'Agence des AMPs, les TAAFs et les scientifiques impliqués dans les recherches sur cette région. De la même façon, il serait pertinent de procéder à un inventaire des habitats benthiques tels que les récifs coralliens ou les forêts de kelp qui représentent des

zones à prendre en compte au regard du rôle de refuges qu'elles jouent pour un grand nombre d'espèces marines. Dans ce travail de thèse, nous nous sommes focalisés sur la période de reproduction qui, bien que cruciale, ne représente qu'une partie du cycle de vie des espèces de prédateurs supérieurs. Pour compléter l'état des lieux des zones d'importance au sein des TAAF, il serait intéressant de se pencher sur la période d'hivernage. En effet, si certaines espèces se dispersent largement une fois la saison de reproduction achevée (Mackley et al. 2010), d'autres espèces sont sédentaires, comme l'a montré l'étude appliquée à la distribution des deux espèces de pétrels géants. De plus, en raison de la variation saisonnière des paramètres environnementaux, ces espèces sont susceptibles d'utiliser des zones différentes durant la période d'hivernage, zones qui n'ont donc pas pu être mises en lumière au cours des études que nous avons menées au sein du Canal du Mozambique et du plateau de Kerguelen.

Une étude récente a ainsi mis en lumière la distribution d'un grand nombre d'espèces d'oiseaux et de mammifères marins dans l'ensemble des TAAF en se basant sur la diversité spécifique, la rareté et le statut de conservation des espèces pour définir les zones les plus critiques à l'échelle de l'Océan Austral et durant la période de reproduction aussi bien que pendant la période d'hivernage (Delord et al. 2013). Il serait très intéressant d'appliquer cet exercice à des zones plus restreintes dans l'optique de délimiter des AMP potentielles. De plus, sur la base de ces critères, une comparaison entre l'été et l'hiver, représenterait également un travail extrêmement instructif quant à la persistance ou non des zones d'importance entre les deux saisons, avec des implications évidentes pour la définition des limites d'une AMP.

Les études de distribution, en particulier les modèles d'habitat, permettent souvent d'identifier les zones favorables des espèces à l'échelle d'un écosystème. Afin d'identifier correctement les limites d'une zone de protection pour les prédateurs supérieurs, un processus en deux étapes visant à déterminer dans un premier temps les limites de ces zones favorables à partir des prédictions modélisées et réaliser ensuite une campagne d'observations dans la zone identifiée pour définir l'habitat effectivement utilisé dans un second temps pourrait être judicieuse, comme suggéré par Oppel et collaborateurs (2012).

De la même façon, pour déterminer au mieux les zones d'importance, et notamment les zones d'alimentation exploitées par les espèces de prédateurs, il serait envisageable de

coupler le suivi télémétrique des individus avec l'étude de la distribution de leur proies par prospection acoustique ou grâce à des chalutages par exemple, comme cela a déjà été réalisé dans d'autres milieux (Swartzman & Hunt 2000, Benoit-Bird & Au 2003). Toutefois il reste encore beaucoup à comprendre sur la relation entre la distribution des proies et de leurs prédateurs au regard des capacités de ces derniers à les localiser (notamment mécanismes visuels ou olfactif), l'échelle à laquelle on considère le recouvrement entre leurs distributions respectives mais aussi le laps de temps existant entre la création d'une agrégation de proies et son exploitation par leurs prédateurs (Fauchald et al. 2000, Nevitt & Bonadonna 2005). Typiquement, dans notre étude sur la communauté de prédateurs supérieurs du Canal du Mozambique, on observe à large échelle un bon recouvrement entre les espèces associées, ce qui correspond à des préférences d'habitat océanographique générales. Il reste donc à définir les paramètres qui influencent le choix des zones d'alimentation à fine échelle spatiale et temporelle (de l'ordre de la semaine ou du jour). Malheureusement, un des verrous majeurs à ce genre d'études reste la faible résolution des données satellitaires disponibles.

Enfin, si le réseau d'AMPs côtières commence à être bien développé, la mise en place d'AMPs pélagiques est plus problématique, notamment en raison de la nature dynamique de l'environnement marin. En effet, si la protection des zones d'importance associées à des structures statiques (telles que les plateaux) est aisée, lorsqu'elles sont associées à des structures persistantes ou éphémères (comme les fronts ou les tourbillons), les limites des zones de protection sont plus difficiles à définir (Hyrenbach et al. 2000). Pour cibler ces structures océanographiques, qui sont souvent dynamiques dans le temps et dans l'espace, différentes options sont alors possibles : établir des AMPs très vastes qui englobent l'intégralité de la zone dans laquelle se créent ces structures, ou bien mettre en place une série de réserves dans les zones récurrentes où les paramètres océanographiques favorables sont les plus prononcés. Toutefois, ces scénarios impliquent la création d'AMP relativement étendues. Une autre option est alors de designer des AMPs mobiles qui ciblent en temps réel ces structures océanographiques pour s'adapter au mieux à l'utilisation de l'habitat (Game et al. 2009). Malheureusement, le concept d'AMP dynamique reste encore à développer même si quelques exemples existent, notamment la mise en place de zones de



clôture de pêche temporaires basées sur les prédictions de distribution des thons rouges en Australie (Hobday & Hartmann 2006).

De plus, la mise en place d'AMPs en dehors des ZEEs se trouve compliquée par l'absence d'un cadre législatif strict comme il en existe plus volontiers dans les eaux territoriales. Enfin, il apparaît extrêmement difficile de surveiller l'application des réglementations dans des zones distantes situées en haute mer, en particulier en ce qui concerne la pêche IUU qui représente un problème important, et ce même au sein des limites des ZEEs.

Or, dans les trois études réalisées au cours de cette thèse, si le plateau de Kerguelen, compris dans le ZEE française, s'avère la principale zone d'importance pour la communauté de prédateurs qui s'y reproduit, dans le Canal du Mozambique et en ce qui concerne les pétrels géants, ce sont des zones océaniques qui sont principalement utilisées. Afin de designer au mieux les zones de protection pour ces espèces à large distribution, il apparaît donc essentiel d'œuvrer au développement des outils de désignation et de gestion des AMPs pélagiques dans les années à venir.



# Références

- Adams NJ, Brown CR, Nagy KA (1986) Energy expenditure of free-ranging wandering albatrosses *Diomedea exulans*. *Physiological Zoology*:583-591
- Afanasyev V (2004) A miniature daylight level and activity data recorder for tracking animals over long periods. *Mem Nat Inst Pol Res* 58:227-233
- Ancel A, Horning M, Kooyman GL (1997) Prey ingestion revealed by oesophagus and stomach temperature recordings in cormorants. *The Journal of experimental biology* 200:149-154
- Araújo MB, Williams PH (2001) The bias of complementarity hotspots toward marginal populations. *Conservation biology* 15:1710-1720
- Au DWK, Pitman RL (1986) Seabird interactions with dolphins and tuna in the eastern tropical Pacific. *Condor*:304-317
- Bailleul F, Cotté C, Guinet C (2010) Mesoscales eddies as foraging areas of a deep-diving predator, the southern elephant seal *Marine Ecology Progress Series* 408:251-264
- Ballance LT, Pitman RL, Reilly SB (1997) Seabird community structure along a productivity gradient: importance of competition and energetic constraint. *Ecology* 78:1502-1518
- Balmer BC, Wells RS, Howle LE, Barleycorn AA, McLellan WA, Ann Pabst D, Rowles TK, Schwacke LH, Townsend FI, Westgate AJ (2014) Advances in cetacean telemetry: A review of single-pin transmitter attachment techniques on small cetaceans and development of a new satellite-linked transmitter design. *Marine Mammal Science* 30:656-673
- Barnosky AD, Matzke N, Tomiya S, Wogan GOU, Swartz B, Quental TB, Marshall C, McGuire JL, Lindsey EL, Maguire KC (2011) Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* 471:51-57
- Baum JK, Worm B (2009) Cascading top-down effects of changing oceanic predator abundances. *Journal of Animal Ecology* 78:699-714
- Bax N, Williamson A, Aguero M, Gonzalez E, Geeves W (2003) Marine invasive alien species: a threat to global biodiversity. *Marine policy* 27:313-323
- Bearzi G, Politi E, Agazzi S, Azzellino A (2006) Prey depletion caused by overfishing and the decline of marine megafauna in eastern Ionian Sea coastal waters (central Mediterranean). *Biological Conservation* 127:373-382
- Bell WJ (1990) Central place foraging. In: *Searching Behaviour*. Springer, p 171-187
- Benoit-Bird KJ, Au WWL (2003) Prey dynamics affect foraging by a pelagic predator (*Stenella longirostris*) over a range of spatial and temporal scales. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 53:364-373
- Bestley S, Patterson T, Hindell M, Gunn J (2008) Feeding ecology of wild migratory tunas revealed by archival tag records of visceral warming. *Journal of Animal Ecology* 77:1223-1233
- Birdlife International (2004) *Tracking Ocean Wanderers: The Global Distribution of Albatrosses and Petrels Results from the Global Procellariiform Tracking Workshop*
- Birdlife International (2006) *Analysis of albatross and petrel distribution within the CCAMLR Convention Area: results from the Global Procellariiform Tracking Database*. *CCAMLR Science* 13:143-174
- BirdLife International (2010) *Marine Important Bird Areas Toolkit: Standardised Techniques for Identifying Priority Sites for the Conservation of Seabirds at Sea*. BirdLife

- BirdLife International (2012) IUCN Red List for birds
- Blain S, Tréguer P, Belviso S, Bucciarelli E, Denis M, Desabre S, Fiala M, Martin Jézéquel V, Le Fèvre J, Mayzaud P (2001) A biogeochemical study of the island mass effect in the context of the iron hypothesis: Kerguelen Islands, Southern Ocean. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 48:163-187
- Bost C-A, Goarant A, Scheffer A, Koubbi P, Duhamel G, Charrassin J-B (2011) Foraging habitat and performances of King penguins *Aptenodytes patagonicus*, Miller, 1778 at Kerguelen islands in relation to climatic variability. *The Kerguelen Plateau: Marine Ecosystem and Fisheries Paris: Société Française d'Ichtyologie*:199-202
- Bost CA, Cotté C, Bailleul F, Cherel Y, Charrassin JB, Guinet C, Ainley DG, Weimerskirch H (2009) The importance of oceanographic fronts to marine birds and mammals of the southern oceans. *Journal of Marine Systems* 78:363-376
- Bost CA, Zorn T, Le Maho Y, Duhamel G (2002) Feeding of diving predators and diel vertical migration of prey: King penguins' diet versus trawl sampling at Kerguelen Islands. *Marine ecology Progress series* 227:51-61
- Boyd IL, Croxall JP, Lunn NJ, Reid K (1995) Population demography of Antarctic fur seals: the costs of reproduction and implications for life-histories. *Journal of Animal Ecology*:505-518
- Breiman L (2001) Random forests. *Machine learning* 45:5-32
- Breiman L, Friedman J, Stone CJ, Olshen RA (1984) Classification and regression trees, Vol. CRC press
- Briggs KT, Lewis DB, Tyler WB, Hunt Jr GL (1981) Brown pelicans in southern California: habitat use and environmental fluctuations. *Condor*:1-15
- Briggs KT, Tyler WB, Lewis DB (1985a) Aerial surveys for seabirds: methodological experiments. *The Journal of wildlife management*:412-417
- Briggs KT, Tyler WB, Lewis DB (1985b) Comparison of ship and aerial surveys of birds at sea. *The Journal of wildlife management*:405-411
- Brooks T, Balmford A, Burgess N, Hansen LA, Moore J, Rahbek C, Williams P, Bennun LA, Byaruhanga A, Kasoma P (2001) Conservation priorities for birds and biodiversity: do East African Important Bird Areas represent species diversity in other terrestrial vertebrate groups. *Ostrich* 15:3-12
- Brothers N (1991) Albatross mortality and associated bait loss in the Japanese longline fishery in the Southern Ocean. *Biological Conservation* 55:255-268
- Buckland ST, Anderson DRK, BurnhamLaake P, Laake JL, Borchers DL, Thomas L (2001) Introduction to distance sampling: Estimating abundance of biological populations. Oxford University Press. Oxford. UK.
- Burnham KP, Anderson DR (2002) Model selection and multi-model inference: a practical information-theoretic approach, Vol. Springer
- Busby JR (1991) BIOCLIM-a bioclimate analysis and prediction system. *Plant Protection Quarterly* (Australia)
- Butchart SHM, Walpole M, Collen B, van Strien A, Scharlemann JrPW, Almond REA, Baillie JEM, Bomhard B, Brown C, Bruno J (2010) Global biodiversity: indicators of recent declines. *Science* 328:1164-1168
- Cabeza M, Arponen A, Van Teeffelen A (2008) Top predators: hot or not? A call for systematic assessment of biodiversity surrogates. *Journal of Applied Ecology* 45:976-980

- Cadotte MW, Cardinale BJ, Oakley TH (2008) Evolutionary history and the effect of biodiversity on plant productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105:17012-17017
- Calenge C (2006) The package "adehabitat" for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological modelling* 197:516-519
- Cam E, Monnat J-Y, Hines JE (2003) Long-term fitness consequences of early conditions in the kittiwake. *Journal of Animal Ecology* 72:411-424
- Camp NJ, Slattery ML (2002) Classification tree analysis: a statistical tool to investigate risk factor interactions with an example for colon cancer (United States). *Cancer Causes & Control* 13:813-823
- Campbell V, Murphy G, Romanuk TN (2011) Experimental design and the outcome and interpretation of diversity-stability relations. *Oikos* 120:399-408
- Camphuysen CJ, Fox AD, Leopold MF, Petersen IK (2004) Towards Standardised Seabirds at Sea Census Techniques in Connection with Environmental Impact Assessments for Offshore Wind Farms in the UK: a comparison of ship and aerial sampling methods for marine birds and their applicability to offshore wind farm assessments. Koninklijk Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee Report commissioned by COWRIE
- Camphuysen KCJ, Shamoun-Baranes J, Bouten W, Garthe S (2012) Identifying ecologically important marine areas for seabirds using behavioural information in combination with distribution patterns. *Biological Conservation* 156:22-29
- Candolin U (1998) Reproduction under predation risk and the trade-off between current and future reproduction in the threespine stickleback. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 265:1171-1175
- Cardinale BJ, Duffy JE, Gonzalez A, Hooper DU, Perrings C, Venail P, Narwani A, Mace GM, Tilman D, Wardle DA (2012) Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486:59-67
- Cardinale BJ, Srivastava DS, Duffy JE, Wright JP, Downing AL, Sankaran M, Jouseau C (2006) Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature* 443:989-992
- Carravieri A, Cherel Y, Blévin P, Brault-Favrou M, Chastel O, Bustamante P (2014) Mercury exposure in a large subantarctic avian community. *Environmental Pollution* 190:51-57
- Catry I, Dias MP, Catry T, Afanasyev V, Fox J, Franco A, Sutherland WJ (2011) Individual variation in migratory movements and winter behaviour of Iberian Lesser Kestrels *Falco naumanni* revealed by geolocators. *Ibis* 153:154-164
- CBD (1992) Convention on Biological Diversity
- CCAMLR (2013a) Fishing report: *Dissostichus eleginoides* Crozet Islands (Division 58.6). [www.ccamlr.org](http://www.ccamlr.org)
- CCAMLR (2013b) Fishing report: *Dissostichus eleginoides* Kerguelen Islands (Division 58.5.1). [www.ccamlr.org](http://www.ccamlr.org)
- Chapin FS, Zavaleta ES, Eviner VT, Naylor RL, Vitousek PM, Reynolds HL, Hooper DU, Lavorel S, Sala OE, Hobbie SE (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405:234-242
- Chapuis JL, Boussès P, Barnaud G (1994) Alien mammals, impact and management in the French subantarctic islands. *Biological Conservation* 67:97-104
- Charrassin J-B, Park Y-H, Le Maho Y, Bost C-A (2004) Fine resolution 3D temperature fields off Kerguelen from instrumented penguins. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 51:2091-2103
- Chastel O, Weimerskirch H, Jouventin P (1995) Influence of body condition on reproductive decision and reproductive success in the blue petrel. *The Auk*:964-972

- Cherel Y, Guinet C, Tremblay Y (1996) Fish prey of Antarctic fur seals *Arctocephalus gazella* at Ile de Croy, Kerguelen. *Polar Biology* 17:87-90
- Cherel Y, Klages N (1998) A review of the food of albatrosses. *Albatross biology and conservation* Surrey Beatty, Chipping Norton:113-136
- Cherel Y, Le Corre M, Jaquemet S, Menard F, Richard P, Weimerskirch H (2008) Resource partitioning within a tropical seabird community: new information from stable isotopes. *Marine Ecology Progress Series* 366:281-291
- Cherel Y, Weimerskirch H (1995) Seabirds as indicators of marine resources: black-browed albatrosses feeding on ommastrephid squids in Kerguelen waters. *Marine Ecology Progress Series* 129:295-300
- Cherel Y, Weimerskirch H, Trouvé C (2000) Food and feeding ecology of the neritic-slope forager black-browed albatross and its relationships with commercial fisheries in Kerguelen waters. *Marine Ecology Progress Series* 207:183-199
- Chilvers BL (2008) New Zealand sea lions *Phocarctos hookeri* and squid trawl fisheries: bycatch problems and management options. *Endangered Species Research* 5
- Cochran WW, Lord RD (1963) A radio-tracking system for wild animals. *The Journal of wildlife management*:9-24
- Cooper J, Henley SR, Klages NTW (1992) The diet of the wandering albatross *Diomedea exulans* at subantarctic Marion Island. *Polar Biology* 12:477-484
- Copello S, Quintana F, Pérez F (2008) The diet of the Southern Giant Petrel in Patagonia: fishery-related items and natural prey. *Endanger Species Res* 6:15-23
- Cortés E, Arocha F, Beerkircher L, Carvalho F, Domingo A, Heupel M, Holtzhausen H, Santos MN, Ribera M, Simpfendorfer C (2010) Ecological risk assessment of pelagic sharks caught in Atlantic pelagic longline fisheries. *Aquatic Living Resources* 23:25-34
- Croxall JP, Everson I, Kooyman GL, Ricketts C, Davis RW (1985) Fur seal diving behaviour in relation to vertical distribution of krill. *The Journal of Animal Ecology*:1-8
- Croxall JP, Silk JRD, Phillips RA, Afanasyev V, Briggs DR (2005) Global circumnavigations: tracking year-round ranges of nonbreeding albatrosses. *Science* 307:249-250
- Cullagh MC, Nelder J (1989) *Generalised Linear Models*, Vol. London Chapman and Hall
- Danckwerts DK, McQuaid CD, Jaeger A, McGregor GK, Dwight R, Le Corre M, Jaquemet S (2014) Biomass consumption by breeding seabirds in the western Indian Ocean: indirect interactions with fisheries and implications for management. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*:fsu093
- Davoren GK, Montevecchi WA, Anderson JT (2003) Search strategies of a pursuit-diving marine bird and the persistence of prey patches. *Ecological Monographs* 73:463-481
- de Boer MN, Baldwin R, Burton CLK, Eyre EL, Jenner KCS, Jenner M-NM, Keith SG, McCabe KA, Parsons ECM, Peddemors VM, Rosenbaum HC, Rudolph P, Simmonds MP (2002) Cetaceans in the Indian Ocean Sanctuary: A Review. Paper SC/54/O5 presented to the IWC Scientific Committee
- De Monte S, Cotté C, d'Ovidio F, Lévy M, Le Corre M, Weimerskirch H (2012) Coupling submesoscale physics to seabirds behaviour at the ocean-atmosphere interface, p 5329
- de Ruijter WPM, Ridderinkhof H, Lutjeharms JRE, Schouten MW, Veth C (2002) Observations of the flow in the Mozambique Channel. *Geophysical Research Letters* 29:140-141-140-143
- De Solla SR, Bonduriansky R, Brooks RJ (1999) Eliminating autocorrelation reduces biological relevance of home range estimates. *Journal of Animal Ecology* 68:221-234



- Deichmann J, Eshghi A, Haughton D, Sayek S, Teebagy N (2002) Application of multiple adaptive regression splines (MARS) in direct response modeling. *Journal of Interactive Marketing* 16:15-27
- Delord K, Barbraud C, Bost CA, Cherel Y, Guinet C, Weimerskirch H (2013) Atlas of top predators from French Southern Territories in the Southern Indian Ocean. CEBC-CNRS: 252
- Delord K, Gasco N, Weimerskirch H, Barbraud C, Micol T (2005) Seabird mortality in the Patagonian toothfish longline fishery around Crozet and Kerguelen Islands, 2001-2003. *CCAMLR Science* 12:53-80
- Department of the environment and heritage (2002) Proposal for Heard Island and McDonald Islands Marine Reserve. <http://heardislandantarctic.gov.au>
- Derraik JGB (2002) The pollution of the marine environment by plastic debris: a review. *Marine pollution bulletin* 44:842-852
- Dragon A-C, Monestiez P, Bar-Hen A, Guinet C (2010) Linking foraging behaviour to physical oceanographic structures: southern elephant seals and mesoscale eddies east of Kerguelen Islands. *Progress in Oceanography* 87:61-71
- Duhamel G, Pruvost P, BertiGnac M, Gasco n, Hautecoeur M (2011) Major fishery events in Kerguelen Islands: *Notothenia rossii*, *Champsocephalus gunnari*, *Dissostichus eleginoides* – Current distribution and status of stocks. *The Kerguelen Plateau: marine ecosystem and fisheries*: :275-286
- Duriez O, Delord K (2012) Manchots, pétrels et albatros: oiseaux des Terres australes et antarctiques françaises (TAAF). *ornithos* 19:162-183
- Fauchald P, Erikstad KE, Skarsfjord H (2000) Scale-dependent predator-prey interactions: the hierarchical spatial distribution of seabirds and prey. *Ecology* 81:773-783
- Feare CJ, Jaquemet S, Le Corre M (2007) An inventory of Sooty Terns (*Sterna fuscata*) in the western Indian Ocean with special reference to threats and trends. *Ostrich-Journal of African Ornithology* 78:423-434
- Flather CH, Knowles MS, Kendall IA (1998) Threatened and endangered species geography. *BioScience*:365-376
- Ford RG, Ainley DG, Casey JL, Keiper CA, Spear LB, Ballance LT (2004) The biogeographic patterns of seabirds in the central portion of the California Current. *Marine Ornithology* 32:77-96
- Forero MG, González-Solís J, Hobson KA, Donazar JA, Bertellotti M, Blanco G, Bortolotti GR (2005) Stable isotopes reveal trophic segregation by sex and age in the southern giant petrel in two different food webs. *Marine Ecology Progress Series* 296:107-113
- Fraley C, Raftery AE (2002) Model-based clustering, discriminant analysis, and density estimation. *Journal of the American statistical association* 97:611-631
- Francis J, Nilsson A, Waruinge D (2002) Marine protected areas in the Eastern African region: how successful are they? *AMBIO: A Journal of the Human Environment* 31:503-511
- Friedman JH (1991) Multivariate adaptive regression splines. *The annals of statistics*:1-67
- Gaillard J-M, Yoccoz NG (2003) Temporal variation in survival of mammals: a case of environmental canalization? *Ecology* 84:3294-3306
- Game ET, Grantham HS, Hobday AJ, Pressey RL, Lombard AT, Beckley LE, Gjerde K, Bustamante R, Possingham HP, Richardson AJ (2009) Pelagic protected areas: the missing dimension in ocean conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 24:360-369
- Ganusevich SA, Maechtle TL, Seegar WS, Yates MA, McGrady MJ, Fuller M, Schueck L, Dayton J, Henny CJ (2004) Autumn migration and wintering areas of Peregrine

- Falcons *Falco peregrinus* nesting on the Kola Peninsula, northern Russia. *Ibis* 146:291-297
- Garson J, Aggarwal A, Sarkar S (2002) Birds as surrogates for biodiversity: an analysis of a data set from southern Quebec. *Journal of biosciences* 27:347-360
- Garthe S (1997) Influence of hydrography, fishing activity, and colony location on summer seabird distribution in the south-eastern North Sea. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 54:566-577
- Gaston AJ, Hipfner JM, Campbell D (2002) Heat and mosquitoes cause breeding failures and adult mortality in an Arctic-nesting seabird. *Ibis* 144:185-191
- Gaston KJ, Blackburn TM (1995) Mapping biodiversity using surrogates for species richness: macro-scales and New World birds. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 262:335-341
- Gende SM, Sigler MF (2006) Persistence of forage fish 'hot spots' and its association with foraging Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) in southeast Alaska. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 53:432-441
- Gjerde KM, Breide C (2003) Towards a strategy for high seas marine protected areas. *Proceedings of the IUCN, WCPA and WWF Experts Workshop on High Seas Marine Protected Areas*, p 15-17
- Golet GH, Irons DB, Estes JA (1998) Survival costs of chick rearing in black-legged kittiwakes. *Journal of Animal Ecology* 67:827-841
- Gonzalez-Solis J (2004) Sexual size dimorphism in northern giant petrels: ecological correlates and scaling. *Oikos* 105:247-254
- Gonzalez-Solis J, Croxall JP, Afanasyev V (2008) Offshore spatial segregation in giant petrels *Macronectes* spp.: differences between species, sexes and seasons. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 17:S22-S36
- Gonzalez-Solis J, Croxall JP, Wood AG (2000a) Foraging partitioning between giant petrels *Macronectes* spp. and its relationship with breeding population changes at Bird Island, South Georgia. *Marine Ecology Progress Series* 204:279-288
- Gonzalez-Solis J, Croxall JP, Wood AG (2000b) Sexual dimorphism and sexual segregation in foraging strategies of northern giant petrels, *Macronectes halli*, during incubation. *Oikos* 90:390-398
- González-Solís J, Felicísimo ÁM, Fox JW, Afanasyev V, Kolbeinsson Y, Muñoz J (2009) Influence of sea surface winds on shearwater migration detours. *Marine Ecology Progress Series* 391:221-230
- Gould W (2000) Remote sensing of vegetation, plant species richness, and regional biodiversity hotspots. *Ecological Applications* 10:1861-1870
- Goutte A, Chevreuil M, Alliot F, Chastel O, Cherel Y, Eléaume M, Massé G (2013) Persistent organic pollutants in benthic and pelagic organisms off Adélie Land, Antarctica. *Marine pollution bulletin* 77:82-89
- Grecian WJ, Witt MJ, Attrill MJ, Bearhop S, Godley BJ, Grémillet D, Hamer KC, Votier SC (2012) A novel projection technique to identify important at-sea areas for seabird conservation: An example using Northern gannets breeding in the North East Atlantic. *Biological Conservation* 156:43-52
- Guinet C, Dubroca L, Lea MA, Goldsworthy S, Cherel Y, Duhamel G, Bonadonna F, Donnay J-P (2001) Spatial distribution of foraging in female Antarctic fur seals *Arctocephalus gazella* in relation to oceanographic variables: a scale-dependent approach using geographic information systems. *Marine Ecology Progress Series* 219:251-264
- Guinet C, Jouventin P, Weimerskirch H (1992) Population changes, movements of southern elephant seals on Crozet and Kerguelen Archipelagos in the last decades. *Polar Biology* 12:349-356



- Guinotte JM, Fabry VJ (2008) Ocean acidification and its potential effects on marine ecosystems. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1134:320-342
- Guisan A, Thuiller W (2005) Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology letters* 8:993-1009
- Guisan A, Zimmermann NE (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological modelling* 135:147-186
- Harley CDG, Randall Hughes A, Hultgren KM, Miner BG, Sorte CJB, Thornber CS, Rodriguez LF, Tomanek L, Williams SL (2006) The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters* 9:228-241
- Harris J, Haward M, Jabour J, Woehler EJ (2007) A new approach to selecting Marine Protected Areas (MPAs) in the Southern Ocean. *Antarctic Science* 19:189-194
- Hastie T, Tibshirani R (1986) Generalized additive models. *Statistical science*:297-310
- Hastie T, Tibshirani R, Buja A (1994) Flexible discriminant analysis by optimal scoring. *Journal of the American statistical association* 89:1255-1270
- Hays GC, Åkesson S, Godley BJ, Luschi P, Santidrian P (2001) The implications of location accuracy for the interpretation of satellite-tracking data. *Animal Behaviour* 61:1035-1040
- Hearn A, Ketchum J, Klimley AP, Espinoza E, Peñaherrera C (2010) Hotspots within hotspots? Hammerhead shark movements around Wolf Island, Galapagos Marine Reserve. *Marine Biology* 157:1899-1915
- Hector A, Hautier Y, Saner P, Wacker L, Bagchi R, Joshi J, Scherer-Lorenzen M, Spehn EM, Bazeley-White E, Weilenmann M (2010) General stabilizing effects of plant diversity on grassland productivity through population asynchrony and overyielding. *Ecology* 91:2213-2220
- Hegel TM, Cushman SA, Evans J, Huettmann F (2010) Current state of the art for statistical modelling of species distributions. In: *Spatial complexity, informatics, and wildlife conservation*. Springer, p 273-311
- Heppell SS (1998) Application of life-history theory and population model analysis to turtle conservation. *Copeia*:367-375
- Heupel MR, Simpfendorfer CA, Hueter RE (2004) Estimation of shark home ranges using passive monitoring techniques. *Environmental Biology of Fishes* 71:135-142
- Hill BJ, Wassenberg TJ (1990) Fate of discards from prawn trawlers in Torres Strait. *Marine and Freshwater Research* 41:53-64
- Hindell MA, Bost CA, Charrassin JB, Gales N, Lea MA, Goldsworthy SD, Page B, Robertson G, Wienecke W, O'Toole M, Guinet C (2011) Foraging habitats of top predators, and areas of ecological significance, on the Kerguelen Plateau. In: *The Kerguelen Plateau: marine ecosystem and fisheries*. Société d'ichtyologie, p 203-215
- Hobday AJ, Hartmann K (2006) Near real-time spatial management based on habitat predictions for a longline bycatch species. *Fisheries Management and Ecology* 13:365-380
- Hofmeyr G (2014) *Arctocephalus gazella*. The IUCN Red List of Threatened Species Version 2014 [www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)
- Hooker SK, Gerber LR (2004) Marine reserves as a tool for ecosystem-based management: the potential importance of megafauna. *BioScience* 54:27-39
- Horning M, Mellish J-AE (2002) Predation on an upper trophic marine predator, the Steller sea lion: evaluating high juvenile mortality in a density dependent conceptual framework. *PLoS One* 7:e30173
- Huggett JA (2014) Mesoscale distribution and community composition of zooplankton in the Mozambique Channel. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 100:119-135

- Hunter S (1983) The food and feeding ecology of the giant petrels *Macronectes halli* and *M. giganteus* at South Georgia. *Journal of Zoology* 200:521-538
- Hunter S (1987) Species and sexual isolating mechanisms in sibling species of giant petrels *Macronectes*. *Polar Biology* 7:295-301
- Hunter S, Brooke ML (1992) The diet of giant petrels *Macronectes* spp. at Marion Island, southern Indian Ocean. *Colonial Waterbirds*:56-65
- Hutchinson GE (1957) Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology. Concluding remarks 22:415-427
- Hyrenbach KD, Forney KA, Dayton PK (2000) Marine protected areas and ocean basin management. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 10:437-458
- Hyrenbach KD, Keiper C, Allen SG, Ainley DG, Anderson DJ (2006) Use of marine sanctuaries by far-ranging predators: commuting flights to the California Current System by breeding Hawaiian albatrosses. *Fisheries Oceanography* 15:95-103
- Hyrenbach KD, Veit RR (2003) Ocean warming and seabird communities of the southern California Current System (1987-1998): response at multiple temporal scales. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 50:2537-2565
- Inchausti P, Guinet C, Koudil M, Durbec J-P, Barbraud C, Weimerskirch H, Cherel Y, Jouventin P (2003) Inter-annual variability in the breeding performance of seabirds in relation to oceanographic anomalies that affect the Crozet and the Kerguelen sectors of the Southern Ocean. *Journal of Avian Biology* 34:170-176
- Jackson JBC, Kirby MX, Berger WH, Bjorndal KA, Botsford LW, Bourque BJ, Bradbury RH, Cooke R, Erlandson J, Estes JA (2001) Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science* 293:629-637
- Jaquemet S, Le Corre M, Marsac F, Potier M, Weimerskirch H (2005) Foraging habitats of the seabird community of Europa Island (Mozambique Channel). *Marine Biology* 147:573-582
- Jaquemet S, Le Corre M, Weimerskirch H (2004) Seabird community structure in a coastal tropical environment: importance of natural factors and fish aggregating devices(FADs). *Marine Ecology Progress Series* 268:281-292
- Jaquemet S, Potier M, Cherel Y, Kojadinovic J, Bustamante P, Richard P, Catry T, Ramos JA, Le Corre M (2008) Comparative foraging ecology and ecological niche of a superabundant tropical seabird: the sooty tern *Sterna fuscata* in the southwest Indian Ocean. *Marine Biology* 155:505-520
- Jespersen P (1924) The frequency of birds over the high Atlantic Ocean. *Nature* 114:281-283
- Johnstone GW (1977) Comparative feeding ecology of the giant petrels *Macronectes giganteus* (Gmelin) and *M. halli* (Mathews). *Adaptation within Antarctic ecosystems* Gulf Publishing, Houston, TX:647-668
- Joiris CR (2000) Summer at-sea distribution of seabirds and marine mammals in polar ecosystems: a comparison between the European Arctic seas and the Weddell Sea, Antarctica. *Journal of Marine Systems* 27:267-276
- Jouventin P, Bried J, Micol T (2003) Insular bird populations can be saved from rats: a long-term experimental study of white-chinned petrels *Procellaria aequinoctialis* on Ile de la Possession (Crozet archipelago). *Polar Biology* 26:371-378
- Jouventin P, Weimerskirch H (1990a) Long-term changes in seabird and seal populations in the Southern Ocean. In: *Antarctic Ecosystems*. Springer, p 208-213
- Jouventin P, Weimerskirch H (1990b) Satellite tracking of wandering albatrosses.
- Kaplan ED, Hegarty CJ (1996) *Understanding GPS: principles and applications*. Edition Kaplan
- Kareiva P, Odell G (1987) Swarms of predators exhibit "preytaxis" if individual predators use area-restricted search. *American naturalist*:233-270

- Kati V, Devillers P, Dufrêne M, Legakis A, Vokou D, Lebrun P (2004) Hotspots, complementarity or representativeness? Designing optimal small-scale reserves for biodiversity conservation. *Biological Conservation* 120:471-480
- Kingston PF (2002) Long-term environmental impact of oil spills. *Spill Science & Technology Bulletin* 7:53-61
- Lascelles BG, Langham GM, Ronconi RA, Reid JB (2012) From hotspots to site protection: identifying marine protected areas for seabirds around the globe. *Biological Conservation* 156:5-14
- Le Corre M (1998) Relations entre les oiseaux marins pélagiques tropicaux et l'environnement océanique : le cas de l'île Europa (Canal du Mozambique). [Thèse de doctorat] Paris, France : l'Université Paris 6.:104 pp
- Le Corre M (2001) Breeding seasons of seabirds at Europa Island (southern Mozambique Channel) in relation to seasonal changes in the marine environment. *Journal of Zoology* 254:239-249
- Le Corre M, Jaeger A, Pinet P, Kappes MA, Weimerskirch H, Catry T, Ramos JA, Russell JC, Shah N, Jaquemet S (2012) Tracking seabirds to identify potential Marine Protected Areas in the tropical western Indian Ocean. *Biological Conservation* 156:83-93
- Le Corre M, Jaquemet S (2005) Assessment of the seabird community of the Mozambique Channel and its potential use as an indicator of tuna abundance. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 63:421-428
- Le Corre M, Jouventin P (1997a) Ecological significance and conservation priorities of Europa Island (western Indian Ocean), with special reference to seabirds. *Revue d'écologie* 52:205-220
- Le Corre M, Jouventin P (1997b) Kleptoparasitism in tropical seabirds: vulnerability and avoidance responses of a host species, the red-footed booby. *The Condor* 99:162-168
- Leathwick JR, Rowe D, Richardson J, Elith J, Hastie T (2005) Using multivariate adaptive regression splines to predict the distributions of New Zealand's freshwater diadromous fish. *Freshwater Biology* 50:2034-2052
- Lecomte VJ, Sorci G, Cornet S, Jaeger A, Faivre B, Arnoux E, Gaillard M, TrouvÃ© C, Besson D, Chastel O (2010) Patterns of aging in the long-lived wandering albatross. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107:6370
- LeMunyan CD, White W, Nyberg E, Christian JJ (1959) Design of a miniature radio transmitter for use in animal studies. *The Journal of wildlife management*:107-110
- Lewison RL, Freeman SA, Crowder LB (2004) Quantifying the effects of fisheries on threatened species: the impact of pelagic longlines on loggerhead and leatherback sea turtles. *Ecology Letters* 7:221-231
- Lombard AT (2011) The problems with multi-species conservation: do hotspots, ideal reserves and existing reserves coincide? *South Africa Journal of Zoology*:145-163
- Lombard AT, Reyers B, Schonegevel LY, Cooper J, Smith-Adao LB, Nel DC, Froneman PW, Ansorge IJ, Bester MN, Tosh CA (2007) Conserving pattern and process in the Southern Ocean: designing a Marine Protected Area for the Prince Edward Islands. *Antarctic Science* 19:39-54
- Louzao M, Bécarea J, Rodríguez B, Hyrenbach KD, Ruiz A, Arcos JM (2009) Combining vessel-based surveys and tracking data to identify key marine areas for seabirds. *Marine Ecology Progress Series* 391:183-197
- Louzao M, Delord K, García D, Amélie B, Weimerskirch H (2012) Protecting persistent dynamic oceanographic features: transboundary conservation efforts are needed for the critically endangered balearic shearwater. *PLoS One* 7:e35728
- Lutjeharms JRE, Walters NM, Allanson BR (1985) Oceanic frontal systems and biological enhancement. In: *Antarctic nutrient cycles and food webs*. Springer, p 11-21

- Machovsky-Capuska GE, Hauber ME, Libby E, Amiot C, Raubenheimer D (2014) The contribution of private and public information in foraging by Australasian gannets. *Animal cognition*:1-10
- Mackley EK, Phillips RA, Silk JRD, Wakefield ED, Afanasyev V, Fox JW, Furness RW (2010) Free as a bird? Activity patterns of albatrosses during the nonbreeding period. *Marine Ecology Progress Series* 406:291-303
- Mannocci L, Laran S, Monestiez P, Dorémus G, Van Canneyt O, Watremez P, Ridoux V (2014) Predicting top predator habitats in the Southwest Indian Ocean. *Ecography*
- Mansfield KL, Saba VS, Keinath JA, Musick JA (2009) Satellite tracking reveals a dichotomy in migration strategies among juvenile loggerhead turtles in the Northwest Atlantic. *Marine Biology* 156:2555-2570
- Margules CR, Pressey RL, Williams PH (2002) Representing biodiversity: data and procedures for identifying priority areas for conservation. *Journal of biosciences* 27:309-326
- McCaffrey DF, Ridgeway G, Morral AR (2004) Propensity score estimation with boosted regression for evaluating causal effects in observational studies. *Psychological methods* 9:403
- McConnell BJ, Chambers C, Fedak MA (1992) Foraging ecology of southern elephant seals in relation to the bathymetry and productivity of the Southern Ocean. *Antarctic Science* 4:393-393
- Medail F, Quezel P (1997) Hot-spots analysis for conservation of plant biodiversity in the Mediterranean Basin. *Annals of the Missouri Botanical Garden*:112-127
- Mittermeier RA, Myers N, Thomsen JB, Da Fonseca GAB, Olivieri S (1998) Biodiversity hotspots and major tropical wilderness areas: approaches to setting conservation priorities. *Conservation biology* 12:516-520
- Molnar JL, Gamboa RL, Revenga C, Spalding MD (2008) Assessing the global threat of invasive species to marine biodiversity. *Frontiers in Ecology and the Environment* 6:485-492
- Mongin M, Molina E, Trull TW (2008) Seasonality and scale of the Kerguelen plateau phytoplankton bloom: A remote sensing and modeling analysis of the influence of natural iron fertilization in the Southern Ocean. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 55:880-892
- Morato T, Hoyle SD, Allain V, Nicol SJ (2010) Seamounts are hotspots of pelagic biodiversity in the open ocean. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107:9707-9711
- Mougeot F, Bretagnolle V (2000) Predation risk and moonlight avoidance in nocturnal seabirds. *Journal of Avian Biology* 31:376-386
- Murphy EJ, Watkins JL, Meredith MP, Ward P, Trathan PN, Thorpe SE (2004) Southern Antarctic Circumpolar Current Front to the northeast of South Georgia: horizontal advection of krill and its role in the ecosystem. *Journal of Geophysical Research: Oceans* (1978-2012) 109
- Myers N (1988) Threatened biotas: "hot spots" in tropical forests. *Environmentalist* 8:187-208
- Myers N (1990) The biodiversity challenge: expanded hot-spots analysis. *Environmentalist* 10:243-256
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Da Fonseca GAB, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858
- Naito Y (2004) New steps in bio-logging science. *Mem Natl Inst Polar Res Spec* 118-132.
- Nelson B, Busby J (1978) *The Sulidae: gannets and boobies*, Vol. University of Aberdeen



- Nevitt GA, Bonadonna F (2005) Sensitivity to dimethyl sulphide suggests a mechanism for olfactory navigation by seabirds. *Biology letters* 1:303-305
- O'Toole M, Hindell MA, Charrassin J-B, Guinet C (2014) Foraging behaviour of southern elephant seals over the Kerguelen Plateau. *Marine Ecology Progress Series* 502:281-294
- Oppel S, Meirinho A, Ramírez I, Gardner B, O'Connell AF, Miller PI, Louzao M (2012) Comparison of five modelling techniques to predict the spatial distribution and abundance of seabirds. *Biological Conservation* 156:94-104
- Orsi AH, Whitworth Iii T, Nowlin Jr WD (1995) On the meridional extent and fronts of the Antarctic Circumpolar Current. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 42:641-673
- Pakhomov EA, Froneman PW (2000) Composition and spatial variability of macroplankton and micronekton within the Antarctic Polar Frontal Zone of the Indian Ocean during austral autumn 1997. *Polar Biology* 23:410-419
- Patterson DL, Woehler EJ, Croxall JP, Cooper J, Poncet S, Fraser WR (2008) Breeding distribution and population status of the northern giant petrel *Macronectes halli* and the southern giant petrel *M. giganteus*. *Marine Ornithology* 36:115-124
- Peck DR, Faulquier L, Pinet P, Jaquemet S, Le Corre M (2008) Feral cat diet and impact on sooty terns at Juan de Nova Island, Mozambique Channel. *Animal Conservation* 11:65-74
- Péron C, Delord K, Phillips RA, Charbonnier Y, Marteau C, Louzao M, Weimerskirch H (2010) Seasonal variation in oceanographic habitat and behaviour of white-chinned petrels *Procellaria aequinoctialis* from Kerguelen Island. *Marine Ecology Progress Series* 416:267-284
- Phillips RA, McGill RAR, Dawson DA, Bearhop S (2011) Sexual segregation in distribution, diet and trophic level of seabirds: insights from stable isotope analysis. *Marine biology* 158:2199-2208
- Phillips RA, Silk JRD, Phalan B, Catry P, Croxall JP (2004) Seasonal sexual segregation in two *Thalassarche* albatross species: competitive exclusion, reproductive role specialization or foraging niche divergence? *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences* 271:1283-1291
- Pianka ER (1970) On r-and K-selection. *American naturalist*:592-597
- Pimm SL, Russell GJ, Gittleman JL, Brooks TM (1995) The future of biodiversity. *Science-AAAS-Weekly Paper Edition* 269:347-349
- Pinaud D, Cherel Y, Weimerskirch H (2005) Effect of environmental variability on habitat selection, diet, provisioning behaviour and chick growth in yellow-nosed albatrosses. *Marine Ecology Progress Series* 298:295-304
- Pinaud D, Weimerskirch H (2002) Ultimate and proximate factors affecting the breeding performance of a marine top-predator. *Oikos* 99:141-150
- Pinaud D, Weimerskirch H (2007) At-sea distribution and scale-dependent foraging behaviour of petrels and albatrosses: a comparative study. *Journal of Animal Ecology* 76:9-19
- Pollard RT, Bathmann U, Dubischar C, Read JF, Lucas M (2002) Zooplankton distribution and behaviour in the Southern Ocean from surveys with a towed Optical Plankton Counter. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 49:3889-3915
- Pulliam HR (2000) On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters* 3:349-361
- Quillfeldt P, Phillips RA, Marx M, Masello JF (2014) Colony attendance and at-sea distribution of thin-billed prions during the early breeding season. *Journal of Avian Biology*

- R Core Team (2014) R: A language and environment for statistical computing. . R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria
- Raclot T, Groscolas R, Cherel Y (1998) Fatty acid evidence for the importance of myctophid fishes in the diet of king penguins, *Aptenodytes patagonicus*. Marine Biology 132:523-533
- Rausch JR, Kelley K (2009) A comparison of linear and mixture models for discriminant analysis under nonnormality. Behavior research methods 41:85-98
- Reid WV (1998) Biodiversity hotspots. Trends in Ecology & Evolution 13:275-280
- Ricklefs RE, White SC (1981) Growth and energetics of chicks of the sooty tern (*Sterna fuscata*) and common tern (*S. hirundo*). The Auk:361-378
- Ridgeway G (1999) The state of boosting. Computing Science and Statistics:172-181
- Ridoux (1994) The diets and dietary segregation of seabirds at the subantarctic Crozet islands. Marine Ornithology 22:65-128
- Ripley BD (1996) Pattern recognition and neural networks, Vol. Cambridge university press
- Roberts CM, McClean CJ, Veron JEN, Hawkins JP, Allen GR, McAllister DE, Mittermeier CG, Schueler FW, Spalding M, Wells F (2002) Marine biodiversity hotspots and conservation priorities for tropical reefs. Science 295:1280-1284
- Ropert-Coudert Y, Wilson RP (2005) Trends and perspectives in animal-attached remote sensing. Frontiers in Ecology and the Environment 3:437-444
- Ropert-Coudert Y, Wilson RP, Daunt F, Kato A (2004) Patterns of energy acquisition by a central place forager: benefits of alternating short and long foraging trips. Behavioral Ecology 15:824-830
- Russell JC, Le Corre M (2009) Introduced mammal impacts on seabirds in the Îles Eparses, Western Indian Ocean. Marine Ornithology 37:121-128
- Russell RW (1999) Comparative demography and life history tactics of seabirds: implications for conservation and marine monitoring American Fisheries Society Symposium, p 51-76
- Sabarros PS, Ménard F, Lévêze J-J, Tew-Kai E, Ternon J-F (2009) Mesoscale eddies influence distribution and aggregation patterns of micronekton in the Mozambique Channel. Marine Ecology Progress Series 395:101-107
- Sala E, Knowlton N (2006) Global marine biodiversity trends. Annu Rev Environ Resour 31:93-122
- Sanial V, van Beek P, Lansard B, d'Ovidio F, Kestenare E, Souhaut M, Zhou M, Blain S (2014) Study of the phytoplankton plume dynamics off the Crozet Islands (Southern Ocean): A geochemical-physical coupled approach. Journal of Geophysical Research: Oceans 119:2227-2237
- Schouten MW, de Ruijter WPM, van Leeuwen PJ, Ridderinkhof H (2003) Eddies and variability in the Mozambique Channel. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography 50:1987-2003
- Scott BE, Sharples J, Ross ON, Wang J, Pierce GJ, Camphuysen CJ (2010) Sub-surface hotspots in shallow seas: fine-scale limited locations of top predator foraging habitat indicated by tidal mixing and sub-surface chlorophyll. Marine Ecology Progress Series 408:207-226
- Seeyave S, Lucas MI, Moore CM, Poulton AJ (2007) Phytoplankton productivity and community structure in the vicinity of the Crozet Plateau during austral summer 2004/2005. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography 54:2020-2044
- Sergio F, Newton I, Marchesi L (2005) Conservation: Top predators and biodiversity. Nature 436:192-192

- Sergio F, Newton I, Marchesi L, Pedrini P (2006) Ecologically justified charisma: preservation of top predators delivers biodiversity conservation. *Journal of Applied Ecology* 43:1049-1055
- Shirihai H, Kirwan GM (2008) Complete guide to Antarctic wildlife.
- Siriwardena GM, Baillie SR, Crick HQP, Wilson JD (2000) The importance of variation in the breeding performance of seed-eating birds in determining their population trends on farmland. *Journal of Applied Ecology* 37:128-148
- Sisak MM (1998) Animal-borne GPS and the deployment of a GPS based archiving datalogger on Hawaiian Monk Seal (*Monachus schauinslandi*). *Marine Technology Society Journal* 32:30-36
- Southall EJ, Sims DW, Metcalfe JD, Doyle JJ, Fanshawe S, Lacey C, Shrimpton J, Solandt JL, Speedie CD (2005) Spatial distribution patterns of basking sharks on the European shelf: preliminary comparison of satellite-tag geolocation, survey and public sightings data. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 85:1083-1088
- Staniland IJ, Gales N, Warren NL, Robinson SL, Goldsworthy SD, Casper RM (2010) Geographical variation in the behaviour of a central place forager: Antarctic fur seals foraging in contrasting environments. *Marine Biology* 157:2383-2396
- Staniland IJ, Robinson SL, Silk JRD, Warren N, Trathan PN (2012) Winter distribution and haul-out behaviour of female Antarctic fur seals from South Georgia. *Marine Biology* 159:291-301
- Stearns SC (1976) Life-history tactics: a review of the ideas. *Quarterly review of biology*:3-47
- Swartzman G, Hunt G (2000) Spatial association between murre (*Uria spp.*), puffins (*Fratercula spp.*) and fish shoals near Pribilof Islands, Alaska. *Marine Ecology Progress Series* 206:297-309
- Tancell C, Phillips RA, Xavier JC, Tarling GA, Sutherland WJ (2013) Comparison of methods for determining key marine areas from tracking data. *Marine Biology* 160:15-26
- Tartu S, Goutte A, Bustamante P, Angelier F, Moe B, Clément-Chastel C, Bech C, Gabrielsen GW, Bustnes JO, Chastel O (2013) To breed or not to breed: endocrine response to mercury contamination by an Arctic seabird. *Biology letters* 9:20130317
- Tasker ML, Jones PH, Dixon T, Blake BF (1984) Counting seabirds at sea from ships: a review of methods employed and a suggestion for a standardized approach. *The Auk*:567-577
- Tew Kai E, Marsac F (2010) Influence of mesoscale eddies on spatial structuring of top predators communities in the Mozambique Channel. *Progress in Oceanography* 86:214-223
- Thaxter CB, Lascelles B, Sugar K, Cook ASCP, Roos S, Bolton M, Langston RHW, Burton NHK (2012) Seabird foraging ranges as a preliminary tool for identifying candidate Marine Protected Areas. *Biological Conservation* 156:53-61
- Thuiller W, Lafourcade B, Engler R, Araújo MB (2009) BIOMOD - a platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography* 32:369-373
- Thuiller W, Vayreda J, Pino J, Sabate S, Lavorel S, Gracia C (2003) Large-scale environmental correlates of forest tree distributions in Catalonia (NE Spain). *Global Ecology and Biogeography* 12:313-325
- Trebilco R, Gales R, Baker GB, Terauds A, Sumner MD (2008) At sea movement of Macquarie Island giant petrels: Relationships with marine protected areas and Regional Fisheries Management Organisations. *Biological Conservation* 141:2942-2958

- Tufto J, Andersen R, Linnell J (1996) Habitat use and ecological correlates of home range size in a small cervid: the roe deer. *Journal of Animal Ecology*:715-724
- van den Hoff J (2011) Recoveries of juvenile Giant Petrels in regions of ocean productivity: potential implications for population change. *Ecosphere* 2
- Vane-Wright RI, Humphries CJ, Williams PH (1991) What to protect? Systematics and the agony of choice. *Biological Conservation* 55:235-254
- Von Hünenbein K, Hamann HJ, Rüter E, Wiltshko W (2000) A GPS-based system for recording the flight paths of birds. *Naturwissenschaften* 87:278-279
- Wang S-C (2003) Artificial neural network. In: *Interdisciplinary Computing in Java Programming*. Springer, p 81-100
- Wanless S, Frederiksen M, Daunt F, Scott BE, Harris MP (2007) Black-legged kittiwakes as indicators of environmental change in the North Sea: Evidence from long-term studies. *Progress in Oceanography* 72:30-38
- Weimerskirch H (2007) Are seabirds foraging for unpredictable resources? *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 54:211-223
- Weimerskirch H, Bartle JA, Jouventin P, Stahl JC (1988) Foraging ranges and partitioning of feeding zones in three species of southern albatrosses. *Condor*:214-219
- Weimerskirch H, Bonadonna F, Bailleul F, Mabile G, Dell'Omo G, Lipp H-P (2002) GPS tracking of foraging albatrosses. *Science* 295:1259-1259
- Weimerskirch H, Brothers N, Jouventin P (1997a) Population dynamics of wandering albatross *Diomedea exulans* and Amsterdam albatross *D. amsterdamensis* in the Indian Ocean and their relationships with long-line fisheries: conservation implications. *Biological Conservation* 79:257-270
- Weimerskirch H, Chastel O, Barbraud C, Tostain O (2003a) Flight performance: Frigatebirds ride high on thermals. *Nature* 421:333-334
- Weimerskirch H, Cherel Y, Delord K, Jaeger A, Patrick SC, Riotte-Lambert L (2014) Lifetime foraging patterns of the wandering albatross: Life on the move! *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 450:68-78
- Weimerskirch H, Doncaster CP, Cuenot-Chaillet F (1994) Pelagic seabirds and the marine environment: foraging patterns of wandering albatrosses in relation to prey availability and distribution. *Proceedings: Biological Sciences*:91-97
- Weimerskirch H, Inchausti P, Guinet C, Barbraud C (2003b) Trends in bird and seal populations as indicators of a system shift in the Southern Ocean. *Antarctic Science* 15:249-256
- Weimerskirch H, Jouventin P (1987) Population dynamics of the wandering albatross, *Diomedea exulans*, of the Crozet Islands: causes and consequences of the population decline. *Oikos*:315-322
- Weimerskirch H, Jouventin P, Mougin JL, Stahl JC, Van BM (1985) Banding recoveries and the dispersal of seabirds breeding in French Austral and Antarctic Territories. *Emu* 85:22-33
- Weimerskirch H, Jouventin P, Stahl JC (1986) Comparative ecology of the six albatross species breeding on the Crozet Islands. *Ibis* 128:195-213
- Weimerskirch H, Le Corre M, Bost CA (2008) Foraging strategy of masked boobies from the largest colony in the world: relationship to environmental conditions and fisheries. *Mar Ecol Prog Ser* 362:291-302
- Weimerskirch H, Le Corre M, Jaquemet S, Potier M, Marsac F (2004) Foraging strategy of a top predator in tropical waters: great frigatebirds in the Mozambique Channel. *Marine Ecology Progress Series* 275



- Weimerskirch H, Le Corre M, Jaquemet Sb, Marsac F (2005) Foraging strategy of a tropical seabird, the red-footed booby, in a dynamic marine environment. *Marine Ecology Progress Series* 288:251-261
- Weimerskirch H, Le Corre M, Marsac F, Barbraud C, Tostain O, Chastel O (2006) Postbreeding movements of frigatebirds tracked with satellite telemetry. *The Condor* 108:220-225
- Weimerskirch H, Mougey T, Hindermeyer X (1997b) Foraging and provisioning strategies of black-browed albatrosses in relation to the requirements of the chick: natural variation and experimental study. *Behavioral Ecology* 8:635-643
- Weimerskirch H, Salamolard M, Sarrazin F, Jouventin P (1993) Foraging strategy of wandering albatrosses through the breeding season: a study using satellite telemetry. *The Auk*:325-342
- Weimerskirch H, Stahl JC, Jouventin P (1992) The breeding biology and population dynamics of king penguins *Aptenodytes patagonica* on the Crozet Islands. *Ibis* 134:107-117
- Weimerskirch H, Wilson RP (2000) Oceanic respite for wandering albatrosses. *Nature* 406:955-956
- Weimerskirch H, Zotier R, Jouventin P (1989) The avifauna of the Kerguelen Islands. *Emu* 89:15-29
- Wells S, Burgess N, Ngusaru A (2007) Towards the 2012 marine protected area targets in Eastern Africa. *Ocean & Coastal Management* 50:67-83
- Williams P, Gibbons D, Margules C, Rebelo A, Humphries C, Pressey R (1996) A comparison of richness hotspots, rarity hotspots, and complementary areas for conserving diversity of British birds. *Conservation biology* 10:155-174
- Wilson RP (2010) Resource partitioning and niche hyper-volume overlap in free-living Pygoscelid penguins. *Functional Ecology* 24:646-657
- Wilson RP, Culik BM, Peters G, Bannasch R (1996) Diving behaviour of Gentoo penguins, *Pygoscelis papua*; factors keeping dive profiles in shape. *Marine Biology* 126:153-162
- Wilson RP, Ducamp JJ, Rees WG, Culik BM, Niekamp K (1992) Estimation of location: global coverage using light intensity. *Wildlife telemetry: Remote monitoring and tracking of animals*:131-134
- Woakes AJ, Butler PJ, Bevan RM (1995) Implantable data logging system for heart rate and body temperature: its application to the estimation of field metabolic rates in Antarctic predators. *Medical and Biological Engineering and Computing* 33:145-151
- Worm B, Barbier EB, Beaumont N, Duffy JE, Folke C, Halpern BS, Jackson JBC, Lotze HK, Micheli F, Palumbi SR (2006) Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science* 314:787-790
- Worm B, Lotze HK, Myers RA (2003) Predator diversity hotspots in the blue ocean. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100:9884-9888
- Worton BJ (1989) Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology* 70:164-168
- Yen PPW, Sydeman WJ, Bograd SJ, Hyrenbach KD (2006) Spring-time distributions of migratory marine birds in the southern California Current: Oceanic eddy associations and coastal habitat hotspots over 17 years. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 53:399-418
- Yorio P, Caille G (1999) Seabird interactions with coastal fisheries in northern Patagonia: use of discards and incidental captures in nets. *Waterbirds*:207-216
- Zacharias MA, Roff JC (2001) Use of focal species in marine conservation and management: a review and critique. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 11:59-76



# Annexes

Annexe 1 .....	115
<b>Thiers L.,</b> Delord K., Barbraud C., Phillips R. A., Pinaud D., Weimerskirch H. (2014). “Foraging zones of the two sibling species of giant petrels in the Indian Ocean throughout the annual cycle: implication for their conservation”. Marine Ecology Progress Series Vol. 499: 233–248	
Annexe 2 .....	131
Supplementary material	
Annexe 3 .....	137
<b>Thiers L.,</b> Delord K., Bost C-A., Guinet C., Weimerskirch H. (in prep). “Distribution of the top predator community around Kerguelen archipelago”.	
Annexe 4 .....	159
Supplementary material	
Annexe 5 .....	165
<b>Thiers L.,</b> Louzao M., Ridoux V., Le Corre M., Jaquemet S., Weimerskirch H. (2014). “Combining methods to describe important marine habitats for top predators: application to identify biological hotspots in tropical waters”. PLoS ONE 9(12): e115057. doi:10.1371/journal.pone.0115057	
Annexe 6 .....	189
Supplementary material	
Fig. A1 .....	201
Fig. A2 .....	201
Fig. A3.....	201



## Foraging zones of the two sibling species of giant petrels in the Indian Ocean throughout the annual cycle: implication for their conservation

Laurie Thiers<sup>1,\*</sup>, Karine Delord<sup>1</sup>, Christophe Barbraud<sup>1</sup>, Richard A. Phillips<sup>2</sup>,  
David Pinaud<sup>1</sup>, Henri Weimerskirch<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Centre d'Études Biologiques de Chizé, Centre National de la Recherche Scientifique, 79360 Villiers en Bois, France

<sup>2</sup>British Antarctic Survey, Natural Environment Research Council, High Cross, Madingley Road, Cambridge CB3 0ET, UK

---

**ABSTRACT:** We studied the year-round distribution and at-sea activity patterns of the sibling species, northern giant petrel *Macronectes halli* and southern giant petrel *M. giganteus*. Loggers combining light-based geolocators and immersion sensors were used to provide year-long data on large-scale distribution and activity of both species from the Crozet Islands (46° 25' S, 51° 51' E) and northern giant petrels from the Kerguelen Islands (49° 19' S, 69° 15' E) in the southern Indian Ocean. Argos platform transmitter terminals (PTTs) were used to track fine-scale movements of breeding adults and juveniles. Overall, adults remained within the Indian Ocean during and outside the breeding season, whereas juveniles dispersed throughout the Southern Ocean. In accordance with previous studies, differences in adult distribution and behaviour were greater between sexes than species: females dispersed more widely than males and also spent more time sitting on the water, particularly during the winter. Observed differences in distribution have important conservation implications: adults, especially males, overlap to a large extent with longline fisheries for Patagonian toothfish *Dissostichus eleginoides* in shelf areas within national Exclusive Economic Zones (EEZs), whereas adult females and juveniles are more likely to encounter high-sea longline fleets targeting tuna in subtropical waters. The circumpolar wide ranging behavior of naïve juvenile birds makes them particularly susceptible to interaction with a wide range of longline fisheries.

**KEY WORDS:** Year-round distribution · Giant petrels · Telemetry · Global location sensing · Longliners

---

Resale or republication not permitted without written consent of the publisher

---

### INTRODUCTION

Interactions with longline fisheries are a major concern for many seabirds (Weimerskirch et al. 1997, 2000, Gales et al. 1998). Assessing bycatch risks effectively requires the integration of both spatio-temporal distribution of seabird populations and fishing effort (Tuck et al. 2003, 2011). Albatrosses and petrels are amongst the species most affected by these fisheries (Croxall & Nicol 2004). Knowledge of at-sea distribution and behaviour is an essential

prerequisite for the development of appropriate conservation strategies, specifically for assessing overlap and hence potential susceptibility to bycatch in different fisheries.

Northern giant petrels *Macronectes halli* (hereafter NOGP) and southern giant petrels *M. giganteus* (hereafter SOGP) are sibling species of large, wide-ranging procellariiform seabirds, and have circumpolar breeding and at-sea distributions that show considerable overlap (Brooke 2004). Giant petrels are long-lived, with late sexual maturity, low fecundity,

\*Corresponding author: thiers@cebc.cnrs.fr



and high adult survival. As such, they are highly sensitive to additional mortality (Lebreton & Clobert 1991). Although categorised as Least Concern by the World Conservation Union (IUCN) since 2009 (Bird Life International 2012), both species are listed under the international Agreement for the Conservation of Albatrosses and Petrels (www.acap.aq). These 2 closely related and morphologically similar species breed with a 6 wk lag, which represents the main isolating mechanism between the 2 species (Hunter 1987). They show the highest sexual size dimorphism among seabird species—males are about 20% heavier than females—and the males in particular are dominant scavengers feeding extensively on land on penguins and seal carrion, and at-sea on dead cetaceans, although both sexes consume other prey such as crustaceans and fishes (Hunter 1983, Hunter & Brooke 1992, Ridoux 1994, González-Solís et al. 2002a,b). In the Atlantic Ocean, differences in foraging zones and habits are greater between sexes than between species (González-Solís et al. 2000a,b, 2007).

When giant petrels feed at sea, they are known to follow fishing boats (Cherel et al. 1996, Otley et al. 2007a) and are often caught incidentally by fishing gear, particularly in longline fisheries for Patagonian toothfish *Dissostichus eleginoides* during both the breeding and nonbreeding periods (Nel et al. 2002a, Delord et al. 2005, SC-CCAMLR 2010). Their populations show contrasting trends at different breeding sites (Delord et al. 2008, Ryan et al. 2009). Given their sensitive life history, it remains possible that incidental mortality in fisheries is a component of some of the observed population declines. Indeed, there is evidence for a decline of giant petrel populations linked to bycatch in longline fisheries in several localities (Nel et al. 2002a).

Information on the at-sea distribution of giant petrels is restricted largely to studies of breeding and nonbreeding adults or juveniles in the Atlantic and Pacific oceans (González-Solís et al. 2002a, 2007, Quintana & Dell’Arciprete 2002, Trebilco et al. 2008, Quintana et al. 2010). However, in the Indian Ocean, where current longline fishing effort is particularly high (Tuck et al. 2003), there are no published data on the year-round distribution of adults, nor that of juveniles and immatures, which represent almost half of the total population in these long-lived species (Warham 1996).

The aim of this study was to determine the foraging ranges, movements and activity patterns of the 2 sibling species of giant petrel throughout their annual cycle, and to estimate the relative potential overlap of

birds of different sex, breeding colony and life stage with longline fishing in the Indian Ocean.

## MATERIALS AND METHODS

### Species and study sites

NOGP and SOGP breed sympatrically on 4 sub-Antarctic archipelagos, including the French Southern Territories of the Crozet (46°S, 52°E) and Kerguelen islands (50°S, 70°E) in the southern Indian Ocean, although there are very few SOGP at the latter (ACAP 2010a,b). During the breeding season, NOGP were captured on their nest in the Pointe Morne colony (Coubet Peninsula, Kerguelen) and both species were captured in the mixed colony of Pointe Basse (Possession Island, Crozet). The 2 sites are referred to hereafter as ‘Kerguelen’ and ‘Crozet’, respectively.

### Tracking

For the long-term study of giant petrel movements and activity patterns, we used Mk5 loggers (British Antarctic Survey) that combine archival light-based geolocators (global location sensing [GLS] units) and immersion sensors and provide low accuracy locations (Phillips et al. 2004). They were mounted on plastic leg bands and weighed 3.6 g, which is below the 3% limit recommended for flying birds (Phillips et al. 2003). Devices were deployed on breeding adults: 28 NOGP in early November 2008 during the early chick rearing period and 14 SOGP in late November 2008 during the incubation period (see Table 1).

The loggers measured light level intensity every 60 s and recorded the maximum intensity in each 10 min interval. Thresholds in the light curves were used to determine sunrise and sunset times, allowing an estimation of latitude based on day length and longitude based on the timing of local midday with respect to Universal Time (Phillips et al. 2004). In addition to light, the loggers also tested for salt water immersion every 3 s and stored the sum of positive tests in each 10 min interval (from 0 for continuously dry to 200 for continuously wet). When the immersion sensor was continuously wet for more than 20 min, a measure of water temperature was recorded.

To obtain information on finer scale movements, albeit for shorter periods, adults and juveniles of both species were tracked during their respective breed-



Table 1. *Macronectes halli* and *M. giganteus*. Deployment details for northern and southern giant petrels on the Crozet and Kerguelen islands, southern Indian Ocean, equipped with global location sensing (GLS)-immersion loggers in November 2008 and tracked throughout the annual cycle; or with Argos satellite platform transmitter terminals (PTTs) during breeding or post-fledging dispersal in 2008–2009

Population	Sex	Stage	Device	No. of birds tracked	Mean tracking duration (d)	No. of raw locations	No. of corrected/ filtered locations	Locations removed (%)
<i>M. halli</i> (northern giant petrel)								
Crozet	Female	Adult	GLS	9	250.58	6524	4750	27.19
			PTT	2	12.9	162	162	0
	Male	Juvenile	PTT	2	136.17	1532	1531	0.07
			Adult	GLS	8	300.34	6597	5082
Kerguelen	Female	Juvenile	PTT	4	26.07	270	270	0
			PTT	3	83.01	1303	1303	0
		Adult	GLS	4	221.95	2759	1928	30.12
			PTT	2	16.32	187	186	0.53
	Male	Juvenile	PTT	5	131.99	4112	4112	0
			GLS	7	221.15	4959	3556	28.29
		Adult	PTT	5	4.22	149	149	0
			<i>M. giganteus</i> (southern giant petrel)					
Crozet	Female	Adult	GLS	9	320.19	7157	4673	34.70
			PTT	4	13.31	266	266	0
	Male	Juvenile	PTT	4	108.18	2355	2355	0
			Adult	GLS	5	241.26	3498	2399
		Adult	PTT	5	9.52	337	337	0
			Juvenile	PTT	1	58.03	367	367

ing and post-fledging dispersal periods using Argos satellite tags or platform transmitter terminals (PTTs). We used PTTs with solar panels, programmed with a duty cycle of 12 h on: 24 h off (36 Solar PTT 100 weighing 18 g, and 1 Solar/GPS weighing 22 g; Microwave Telemetry), attached to back feathers with Tesa® tape. PTTs were deployed for a single foraging trip in November to December 2008 on adult NOGP at both Crozet and Kerguelen during the early chick rearing period and on adult SOGP at Crozet during incubation (Table 1). Juveniles of both species were equipped just before fledging: in January to February 2009 for NOGP at Crozet and Kerguelen; and in March 2009 for SOGP at Crozet ( $n = 5$  juveniles in each case). Sex was determined by measurements of bill length and comparison of relative size when both partners were simultaneously at nest (Voisin 1968).

#### Band recoveries

A banding program for giant petrels started in 1951 on Kerguelen, and in 1960 on Crozet (Weimerskirch et al. 1985). Information on species, banding date, bird status, location and date of each recovery was collated for all banded giant petrels caught by fishing

vessels or found dead or alive on beaches and reported to our lab from 1956 to 2011 (see Weimerskirch et al. 1985 for details).

#### Analyses

##### GLS tracking data analysis

The light data were processed using TransEdit and Locator in the BASTrak software suite (British Antarctic Survey) to obtain 2 estimated locations per day. We removed unrealistic geolocation estimates (1) when light curves showed major interference at dawn or dusk, (2) when flight speeds were unrealistic ( $>80 \text{ km h}^{-1}$ ) according to an iterative filter (McConnell et al. 1992) and (3) during the 1 wk period around the equinoxes (20–21 March and 22–23 September), when latitude cannot be estimated accurately (Wilson et al. 1992).

Positions provided by GLS loggers are typically associated with mean errors of 185 to 200 km (Phillips et al. 2004, Shaffer et al. 2005). Furthermore, a gradual seasonal drift in latitude was apparent from a comparison of estimated locations and records of birds ashore based on visual observations or immersion data. Hence, latitude estimates were refined



by matching temperature recorded by loggers with those obtained from NOAA CoastWatch satellite (<http://coastwatch.pfeg.noaa.gov/erddap/griddap/index.html>). Temperature was not available for all locations because of a malfunction of the GLS devices; hence locations not corrected using temperature that were beyond the known distribution range of each species were removed using ArcMap® 9.2. In addition, locations at the colony were removed.

For each bird, locations were assigned to the breeding or nonbreeding period. Breeding status of tracked birds was not monitored after deployment. Hence, breeding was divided into 3 stages: pre-laying, incubation and chick-rearing based on mean laying, hatching and fledging dates of each species (Paulian 1953, Voisin 1968, Warham 1990). However, these periods vary among species and individuals (depending on laying, hatching, fledging date or possible breeding failure). Birds that did not return to the colony according to immersion data were classified as shifting from the breeding to nonbreeding stage.

Kernel analysis was used to map density distributions according to breeding stage, species, population and sex. This approach does not require serial independence of the locations (De Solla et al. 1999) and has been recognized as a useful tool to highlight important areas used by seabirds (Tancell et al. 2013). Kernels were calculated using the kernelUD function in the 'adehabitat' package (Calenge 2006), with a smoothing parameter value of 2. Ninety-five percent density contours were considered to broadly represent the home range (Gallerani Lawson & Rodgers 1997, Brothers et al. 1998), and 50% and 25% density contours to indicate outer and inner core areas, respectively.

Monthly composite environmental variables from the NOAA CoastWatch satellite (chlorophyll *a*, sea surface temperature [SST], and bathymetry), were then extracted and averaged within the 50% kernel density polygon calculated for each individual trip in a given period, and then compared among species, sexes and breeding periods using linear mixed models.

#### Satellite tracking analysis

Raw Argos locations were also filtered using an iterative backwards/forwards filtering routine (McConnell et al. 1992) to remove those which exhibited unrealistic flight speeds ( $>80 \text{ km h}^{-1}$ ). Total distance travelled, mean speed, maximum distance to

the colony, total trip duration and distance travelled per day were compared between species and sexes using Wilcoxon test. All values are mean  $\pm$  SD. To have sufficient sample sizes, data for NOGP from Crozet and Kerguelen were pooled.

#### Activity data

To investigate patterns in at-sea activity, the total amount of time spent on water each day was calculated and then averaged by month for each individual. To identify variables influencing the proportion of time spent on the water, general linear mixed models (GLMMs) were performed on the log-transformed monthly value, with a logit link function and a normal distribution using the 'lme' function implemented in the 'lme4' package (Bates et al. 2011). Species, sex, population and month were included as fixed effects, and individual as a random intercept term. Models including all combinations of variables were then tested and ranked using their Akaike information criterion (AIC) values and Akaike weights following the information-theoretic approach (Burnham & Anderson 2002). The model with the lowest AIC was considered as the best model. Two models separated by a difference in AIC values of less than 2 were assumed to fit the data similarly. To take into account uncertainty in model selection, parameters were estimated using a model averaging procedure (Burnham & Anderson 2002).

#### Overlap with fisheries

To quantify the overlap between the distributions of the tracked birds and longline fishing effort, we collated available data from the relevant regional fisheries management organisations (RFMOs), including the Commission for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources (CCAMLR), Inter-American Tropical Tuna Commission (IATTC), International Commission for the Conservation of Atlantic Tuna (ICCAT), Indian Ocean Tuna Commission (IOTC) and Western and Central Pacific Fisheries Commission (WCPFC). The pelagic longline fisheries target tuna, whereas the demersal longline fishery that occurs in the French Exclusive Economic Zones (EEZs) of Crozet and Kerguelen archipelagos targets Patagonian toothfish. We concentrated on longline fisheries since they are the main cause of seabird mortality, especially for giant petrels (Cherel et al. 1996). Fishing effort was reported as the sum of



hooks set within each  $5 \times 5^\circ$  cell throughout 2008 to 2010, concurrent with the tracking study. The sum of these values was considered to be the cumulative risk for birds to interact with a fishing vessel. In order to facilitate interpretation (see below), fishing effort in each  $5 \times 5^\circ$  cell was classified as follows: 0 for no fishing, 1 for <1.5 million hooks deployed, 2 for 1.5 to 5.0 million hooks, 3 for 5 to 10 million hooks, and 4 for >10 million hooks.

Based on the GLS locations of adult birds and Argos locations of juveniles, the proportion of time spent per square was calculated for each individual within a  $5 \times 5^\circ$  grid using the R package 'trip'. Then, the mean proportion of time spent per square was calculated by species and sex to determine an overall distribution which was used to obtain a 'birds  $\times$  hooks' interaction index (Cuthbert et al. 2005, Tuck et al. 2011). Following these 2 studies, this index was calculated for each group by multiplication of fishing effort and time spent per square values which were log transformed to reduce variance. Finally, in order to obtain a weighted map of the overlap between birds and fishing effort, the value obtained for each  $5 \times 5^\circ$  cell was multiplied by the number of birds for this cell, before dividing it by the total number of birds and weighting by the area of each cell, since this area is smaller at high latitudes.

In order to investigate relative risk of interaction between adults of each species and sex with long-liners, GLMMs were performed on time spent per square, with a normal distribution and a logit link function. Fixed effects were fishing effort classes, interaction between fishing effort classes and species, and interaction between fishing effort classes and sex. Individual was considered as a random effect. The model aimed at determining whether birds tend to visit cells showing high levels of fishing effort. However, according to their distribution pattern, birds of both species, sexes and populations were unlikely to reach the same zones of our study area, thus, a probability of presence index was estimated from kernels calculated for each group. This term was then integrated into the models as a fixed factor to free itself from deviance in time spent per square due to differences in distribution pattern, and to highlight differences due to presence or absence of fishing effort.

To examine whether the distribution of juveniles of giant petrels makes them likely to interact with long-line fisheries, GLMMs were performed on the standardised time spent per square as a proportion of the total trip duration spent in a given cell, with a normal distribution and a logit link. Fishing effort classes, sex and species were defined as fixed effects, and

individual as random term. Interactions between fishing effort classes and species were not significant according to AIC ranking and thus they were not considered in this analysis.

## RESULTS

### Patterns of at-sea distribution and activity of adults

#### Annual patterns of activity

The average daily time spent on the water by NOGP from Crozet and Kerguelen was influenced by population, sex, month and the interaction between sex and month, according to the best-fitting model. Although the Akaike weight of the second-best model was high (0.47) (Table S1 in the Supplement at [www.int-res.com/articles/suppl/m499p233\\_supp.pdf](http://www.int-res.com/articles/suppl/m499p233_supp.pdf)), the population  $\times$  sex interaction term for NOGP was difficult to interpret. The average daily time spent on the water by giant petrels from Crozet varied by species, sex and month (Fig. 1, Tables S2 & S3 in the Supplement). The effect of the month differed according to sex or species; SOGP spent less time on the water than NOGP, and males of both species and population spent less time on the water than females, especially during the nonbreeding period (Fig. 1). This difference between males and females indicates that males forage principally on land.

#### At-sea breeding season distribution

During the 2 breeding periods, males and females differed in their core areas, irrespective of the species or population. Ranges (the area included in the 95 % kernel contours) were larger during incubation (Fig. 2) than the early chick-rearing period (Fig. 3), with the exception of female SOGP. As suggested by the activity comparison, the GLS data confirmed that during incubation, females were distributed at sea whereas males foraged mainly on land, and when at sea, tended to move west from their colonies. As a result, the core areas of females of both populations and species were larger than those of males and their overall ranges included that of males. In terms of habitat used (bathymetry, SST and chlorophyll *a*), the only significant differences when comparing males and females was that male SOGP foraged over shallower waters than females (during the first breeding season, males:  $3424.56 \pm 147.53$  m, females:  $4063.48 \pm 444.05$  m,  $p = 0.0096$ ).



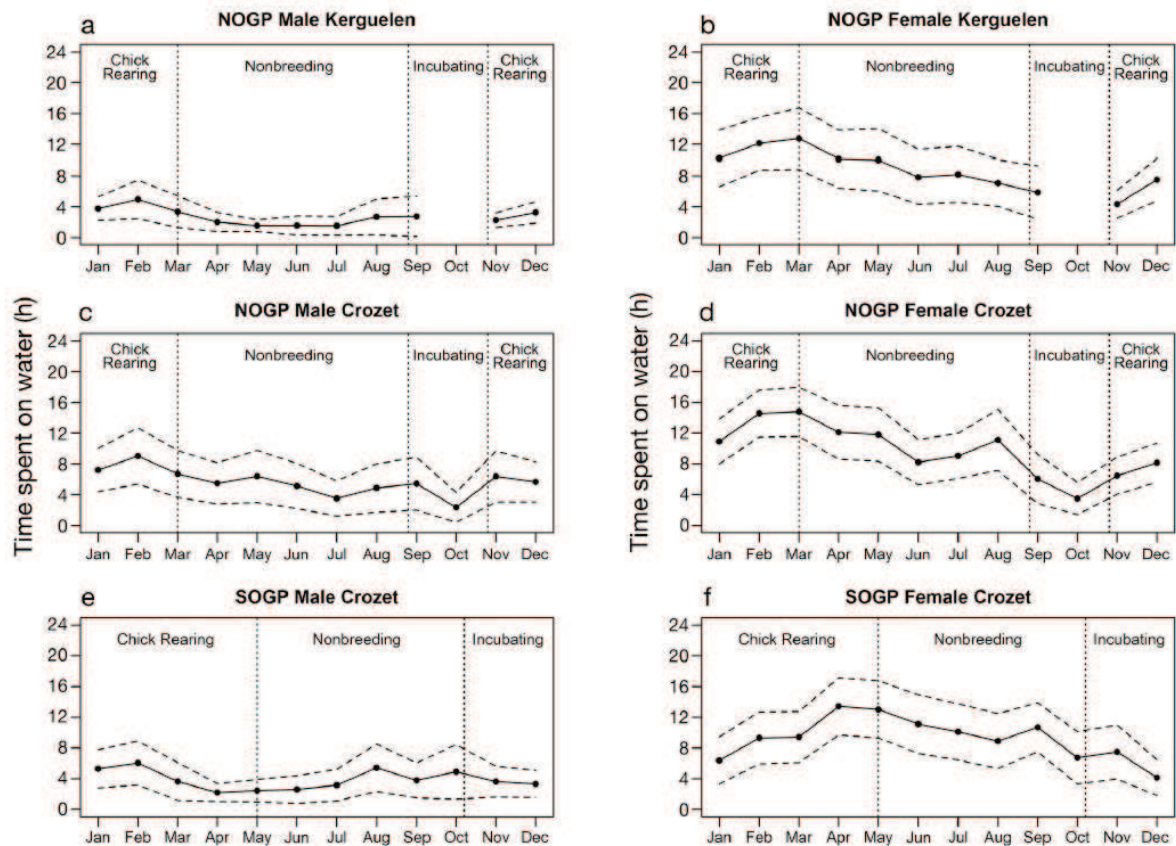


Fig. 1. *Macronectes halli* and *M. giganteus*. Annual activity patterns of adult giant petrels: time spent on the water in hours calculated from geolocator-immersion loggers for (a) male and (b) female northern giant petrels (NOGP) from Kerguelen, (c) male and (d) female NOGP from Crozet, and (e) male and (f) female southern giant petrels (SOGP) from Crozet. Solid lines are means; dashed lines are  $\pm$ SD

Female NOGP showed a sub-tropical distribution, especially those from Crozet which foraged to the north of the subtropical front, as far as the coast of South Africa. Female SOGP tended to use waters at lower latitudes than those of female NOGP from both populations, which did not cross the subantarctic front. Females of both populations and species foraged at lower latitudes in chick rearing than incubation. Female NOGP from Crozet and Kerguelen were mainly restricted to the subantarctic and polar frontal zones whereas female SOGP moved south of the Polar Front.

In addition, the analysis of habitat use indicated that during the breeding season, female SOGP foraged over deeper waters than female NOGP (all breeding seasons combined, NOGP:  $2970.45 \pm 518.65$  m, SOGP:  $3734.99 \pm 515.59$  m,  $p < 0.007$ ), and over colder waters (SST during the second breeding period, NOGP:  $0.28 \pm 0.03^\circ\text{C}$ , SOGP:  $0.33 \pm 0.04^\circ\text{C}$ ,  $p = 0.0116$ ).

The range of males did not extend farther than the northern subtropical front. Male NOGP foraged mainly north of the polar front, whereas male SOGP foraged further south. During the chick rearing period, distributions were more restricted around colonies, with males remaining in waters close to the islands or on land. There was a significant difference in water depth within the 50% kernels of breeding males; SOGP were distributed in deeper water than male NOGP (NOGP:  $2850.12 \pm 585.08$  m, SOGP:  $3526.99 \pm 282.91$  m,  $p < 0.045$ ) whereas there was no significant difference in the mean water temperature.

Finer-scale tracking using PTTs confirmed the results obtained from the GLS data (Fig. S1A in the Supplement). They clearly showed that male NOGP from Kerguelen foraged mainly on coasts or in shallow shelf waters (Fig. S1B). They performed extremely short foraging trips (Table 2). Conversely, females travelled west in long foraging trips to



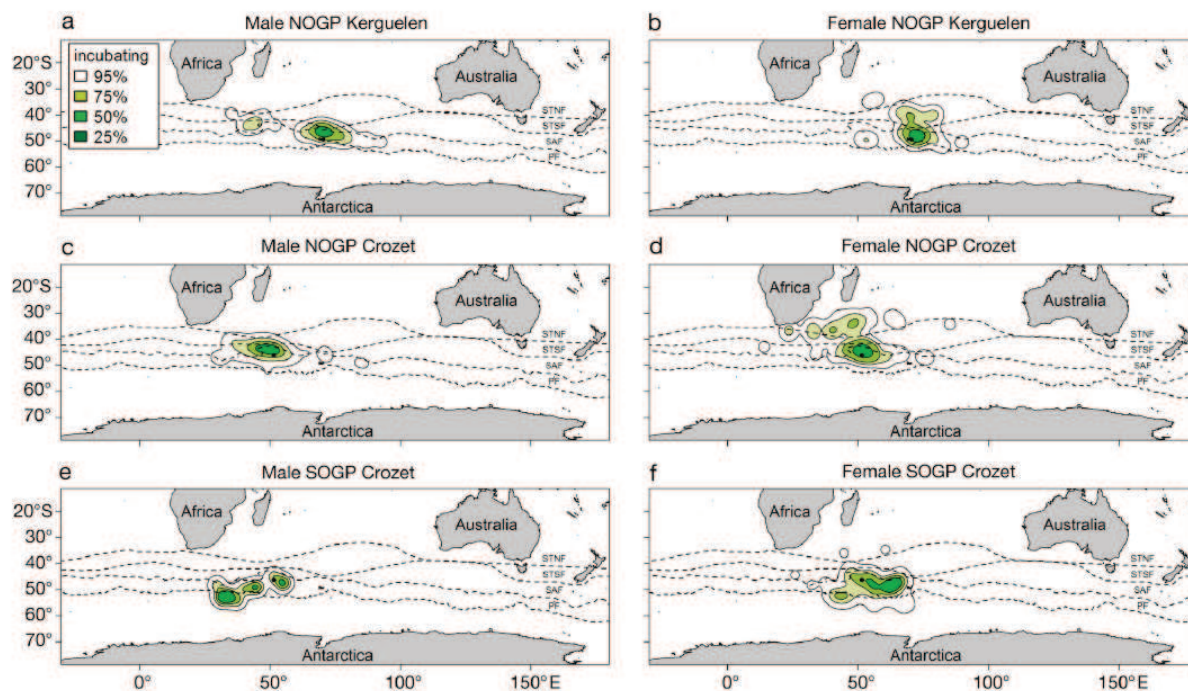


Fig. 2. *Macronectes halli* and *M. giganteus*. Kernel density contours (95, 75, 50 and 25%) from analysis of locations of giant petrels tracked by global location sensing (GLS) during the incubation period: (a) male and (b) female northern giant petrels (NOGP) from Kerguelen, (c) male and (d) female NOGP from Crozet, and (e) male and (f) female southern giant petrels (SOGP) from Crozet. Dashed lines show the subtropical north front (STNF), subtropical south front (STSF), subantarctic front (SAF) and polar front (PF)

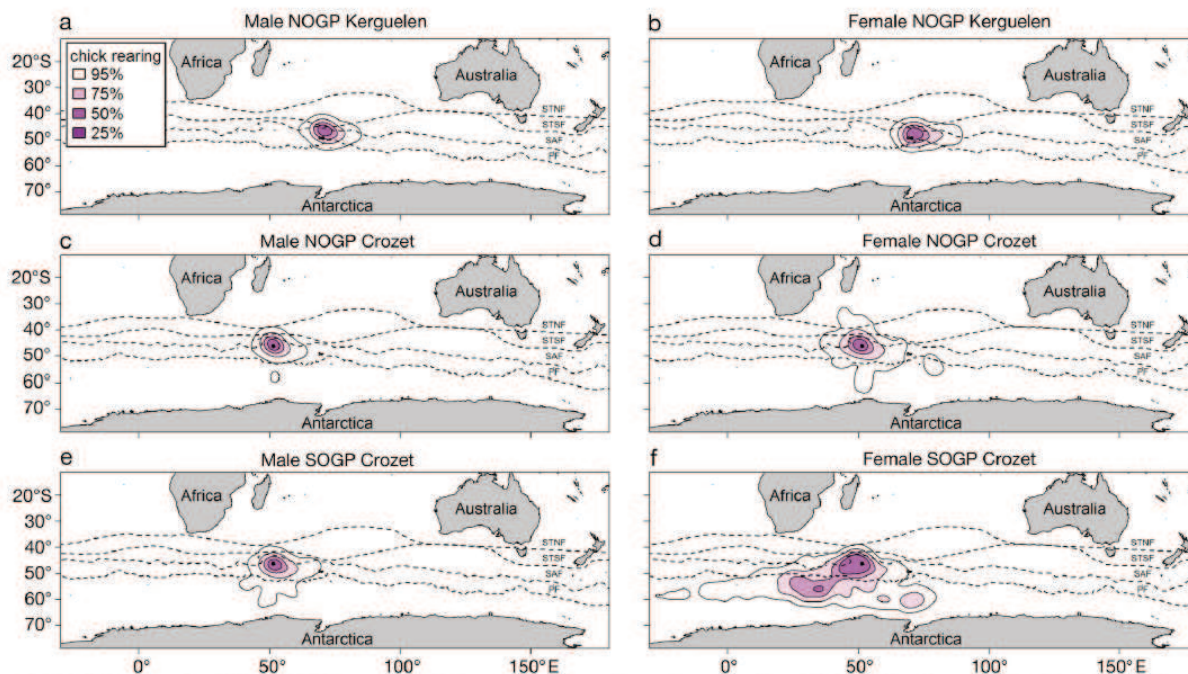


Fig. 3. *Macronectes halli* and *M. giganteus*. Kernel density contours from analysis of GLS locations of giant petrels tracked during the chick rearing period. Panels and symbols as in Fig. 2



Table 2. *Macronectes halli* and *M. giganteus*. Summary of foraging trip characteristics (mean  $\pm$  SD) of both sexes of northern giant petrels (NOGP) from Crozet and Kerguelen, and southern giant petrels (SOGP) from Crozet tracked during breeding

Species	Sex	Maximum distance to the colony (km)	Total distance travelled (km)	Distance travelled per day (km)	Total trip duration (d)	Mean speed (km h <sup>-1</sup> )
NOGP	Male	148.1 $\pm$ 218.6	895.2 $\pm$ 967.1	298.5 $\pm$ 213.6	14 $\pm$ 23	18.2 $\pm$ 11.8
	Female	1288.5 $\pm$ 876.6	5326.1 $\pm$ 3134.5	635.6 $\pm$ 89.2	15 $\pm$ 4	34.3 $\pm$ 9.6
SOGP	Male	999.7 $\pm$ 748.5	2644.9 $\pm$ 1607.5	586.3 $\pm$ 256.5	10 $\pm$ 5	33.4 $\pm$ 13.8
	Female	1466.0 $\pm$ 975.8	5043.1 $\pm$ 3145.9	787.2 $\pm$ 301.5	13 $\pm$ 2	42.4 $\pm$ 10.3

oceanic waters. At Crozet, males and females performed short as well as long trips. Male and female SOGP foraged in both coastal and pelagic areas but more birds undertook long trips than short trips and all were directed to the south, to Antarctic waters. Overall, male NOGP performed short trips, whereas females foraged farther away, in oceanic waters (Table 2; Wilcoxon test:  $W = 3$ ,  $p = 0.02$ ) and at higher flight speeds than males (Wilcoxon test:  $W = 3$ ,  $p = 0.02$ ).

There was no significant difference between male and female SOGP in foraging trip characteristics (Table 2). However, there were significant differences between males of the 2 species in maximum range (Wilcoxon test:  $W = 5$ ,  $p = 0.02$ ), and total distance travelled (Wilcoxon test:  $W = 6$ ,  $p = 0.03$ ), but not between female NOGP and SOGP.

#### At-sea nonbreeding season distribution

The distribution of giant petrels was wider during the nonbreeding than the breeding period, although birds remained restricted to the Indian Ocean (Fig. 4). Overall ranges (95% kernels) were large, especially in females. Female NOGP from Crozet had the smallest range, whereas female NOGP from Kerguelen and female SOGP were dispersed more widely (between 30 and 170°E for NOGP from Kerguelen and between 40°W and 80°E for SOGP). Female NOGP from Kerguelen foraged intensively in the Tasman Sea (Fig. 4b). Female NOGP from Kerguelen foraged in waters located between the northern subantarctic front and the polar front whereas female NOGP from Crozet dispersed over a large latitudinal range (from 30°S to 65°S). On the other

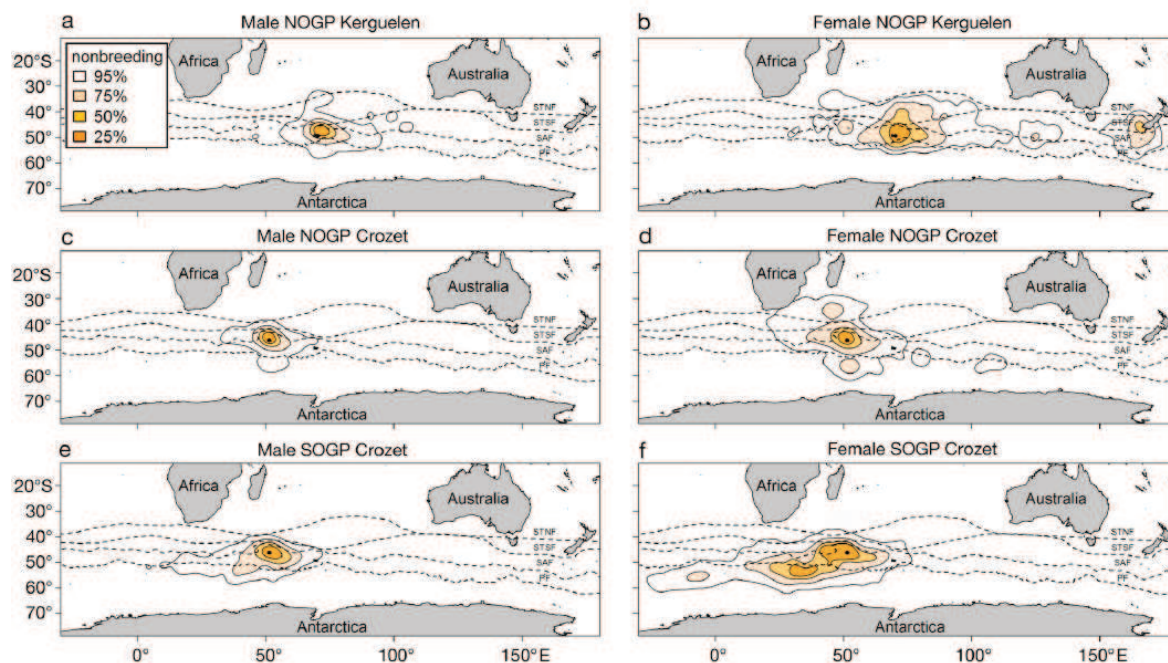


Fig. 4. *Macronectes halli* and *M. giganteus*. Kernel density contours from analysis of GLS locations from giant petrels tracked during the nonbreeding season. Panels and symbols are as in Fig. 2



hand, distribution of female SOGP was localised between the northern subantarctic front and the southern part of the polar front. Female SOGP foraged over significantly deeper waters than female NOGP ( $p = 0.0043$ ), but there were no other differences in the oceanographic parameters studied here. Conversely, males tended to remain close to their colony during the nonbreeding period, as done during the breeding season (Fig. 4).

#### Post-fledging distribution

In contrast with adults, juveniles of both species performed long circumpolar journeys after fledging, in all cases following an easterly route (Fig. 5). During the initial dispersal period in the Indian Ocean, juvenile NOGP had a more northerly distribution than SOGP, whereas both species overlapped once birds had reached the Pacific Ocean.

#### Band recoveries

Band recoveries of juveniles and adults were consistent with the patterns observed for tracked birds. Recoveries of juveniles were distributed widely throughout the Southern Ocean (Fig. 5), over the coasts of Patagonia, South Africa, the Antarctic continent, Australia, New Zealand and the Indian Ocean. In contrast, recoveries of adults were restricted to waters relatively close to their breeding colonies.

#### Overlap with fisheries

There was extensive overlap between the at-sea distribution of giant petrels (defined as the contours of 95% kernel contours for the complete annual

cycle, i.e. breeding and nonbreeding stages) and fishing zones where longliners operated (Fig. 6). The overall ranges of females encompassed a larger number of cells comprising fishing operations compared to males, reflecting their wider distribution. However, NOGP showed a larger overlap with fisheries (Fig. 6a) than SOGP (Fig. 6b), including a higher number of cells with intensive fishing effort. Maximum value for the interaction index occurred in the Indian Ocean and coastal Antarctica for adults of both species and sexes (Fig. 7).

The interaction index for juveniles showed the highest values mainly in the neighbourhood of the breeding colonies (Fig. 8a,c,d). However, there were some high values for juvenile female NOGP around South Georgia (Fig. 8b), and close to the coast of Antarctica for SOGP (Fig. 8c,d).

The time spent per  $5 \times 5^\circ$  cell for adult birds was influenced by sex and the interaction between fishing effort and species (Table S4 in the Supplement). The average model (more details in Table S5) shows that adults tended to spend more time in cells where fisheries were operating. The time spent per  $5 \times 5^\circ$  square by juveniles varied according to sex, species, fishing effort class and the interaction between sex and species (Table S4). The average model (more details in Table S6) highlights that juvenile giant petrels tended to spend more time in cells with fishing effort, particularly female NOGP.

#### DISCUSSION

This study is the first to investigate year-round distribution and activity patterns of the sibling species of giant petrels in the Indian Ocean. Previously, the only information on distribution was an analysis of band recoveries reported up until the 1980s for giant petrels from Kerguelen and Crozet (Weimerskirch et

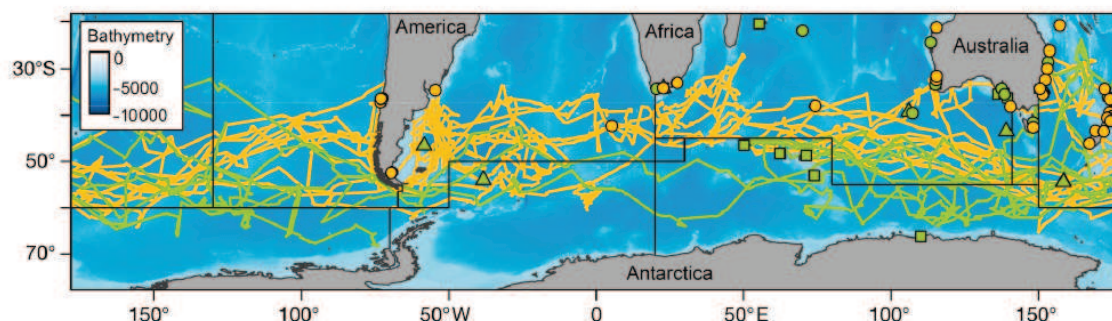


Fig. 5. *Macronectes halli* and *M. giganteus*. Tracks of satellite-tagged juvenile northern giant petrels (orange) and southern giant petrels (green) from Crozet and Kerguelen during the first months after fledging and band recoveries of adults (□) immatures (Δ) and juveniles (○)



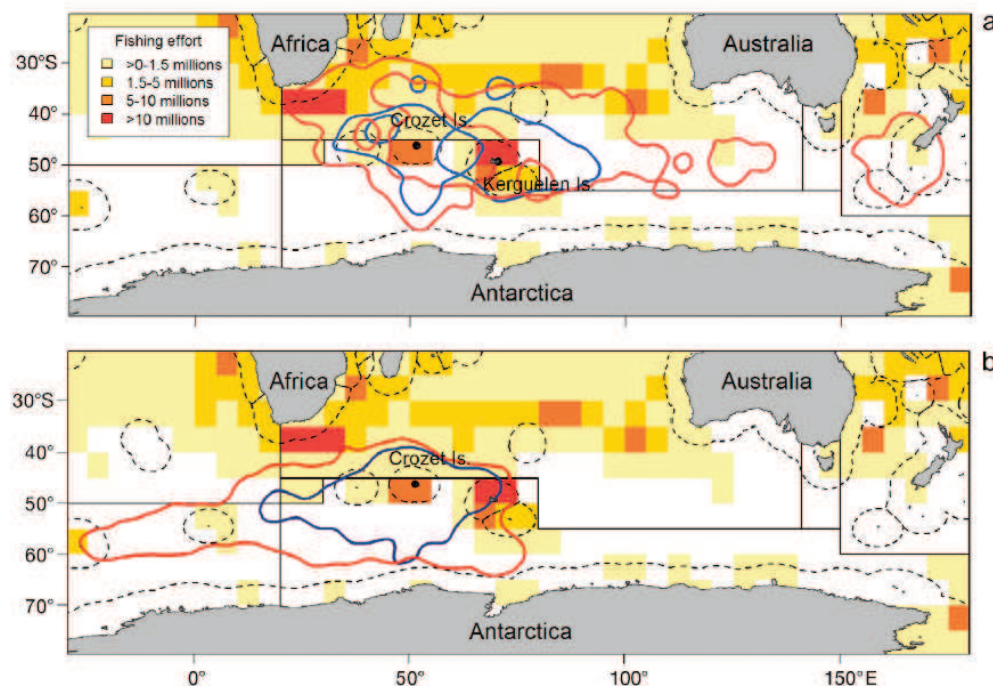


Fig. 6. *Macronectes halli* and *M. giganteus*. Spatial distribution of reported longline fishing effort class (total hooks deployed from 2008 to 2010, in millions). Data on fishing effort are reported for all regional fisheries management organisations (RFMOs, black solid lines) combined (see 'Materials and methods'). Overall ranges of (a) northern and (b) southern giant petrels are represented by the relevant 95% kernel density contours for males (blue) and females (red). Exclusive Economic Zones (EEZs) are represented as black dashed lines

al. 1985). Our study is also the first to quantify spatial overlap between giant petrel distribution and longline fishing effort, and to investigate differences in bycatch susceptibility between birds of different species, sexes and age class.

#### Differences in at-sea distribution according to species, sex and age class

Giant petrels are the most sexually dimorphic seabird species and the only procellariiforms that obtain a sizeable proportion of their food on land, from seal and penguin carrion (Ridoux 1994). For both species, throughout the year, tracked females were always distributed over a wider area than males, consistent with studies of giant petrels at others localities during the breeding season (South Georgia Island: González-Solís et al. 2000a, 2007).

#### Breeding season

During the breeding season, the maximum range of foraging trips by females was greater than that of

males. Trips by females also covered a much longer distance and involved higher mean flying speeds, particularly for NOGP. This is consistent with the logger activity data which show that males spent very little time on the water, presumably because their foraging was concentrated on land, although care is needed in interpreting this data because dry periods can also correspond to long flights. However, this accords with studies elsewhere reporting that females mostly feed on pelagic resources: in both species, their diet includes a high proportion of krill, cephalopods and fish (Hunter 1983, Hunter & Brooke 1992). However, female SOGP seem to forage in deeper waters than NOGP, according to results of linear mixed models comparing bathymetry within 50% kernel contours. Analysis of blood samples collected at South Georgia indicates that, during all breeding stages in NOGP, and during incubation in SOGP, the carbon isotope signature ( $\delta^{13}\text{C}$ ) of females suggests a more pelagic diet than that of males (Phillips et al. 2011). Such differences are thought to result from intra-specific competition, with males taking advantage of their larger size and body mass to exclude females from access to carrion on land (Hunter 1983, González-Solís et al. 2000b, González-Solís 2004).



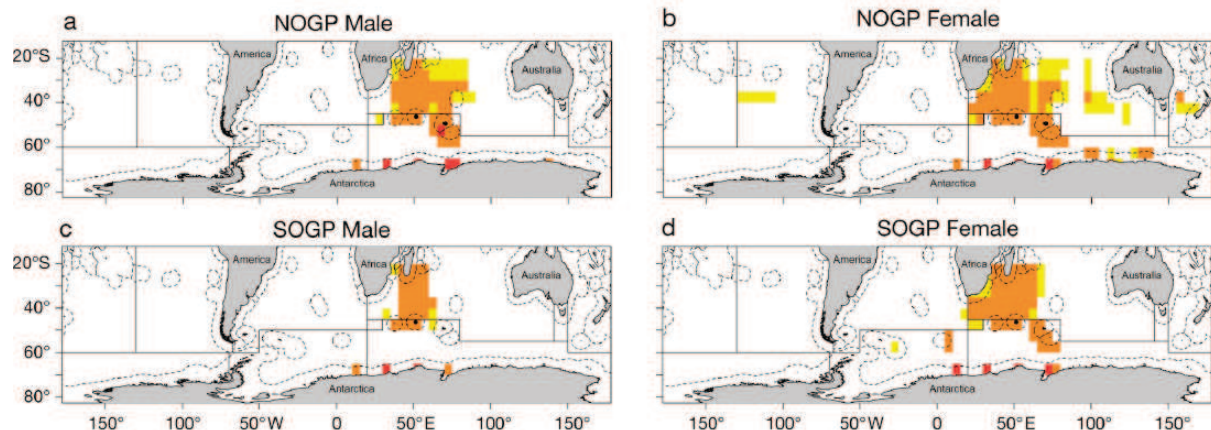


Fig. 7. *Macronectes halli* and *M. giganteus*. Spatial distribution of interaction index for adult giant petrels, as sum of hooks deployed (million hooks) by longline vessels from 2008 to 2009 multiplied by the log-transformed values of time spent per  $5 \times 5^\circ$  grid square and weighted by the numbers of birds for (a) male and (b) female northern giant petrels (NOGP) and (c) male and (d) female southern giant petrels (SOGP). Low values are presented in yellow, medium in orange and high values in red. See Fig. 6 legend for explanation of solid and dashed lines on the map

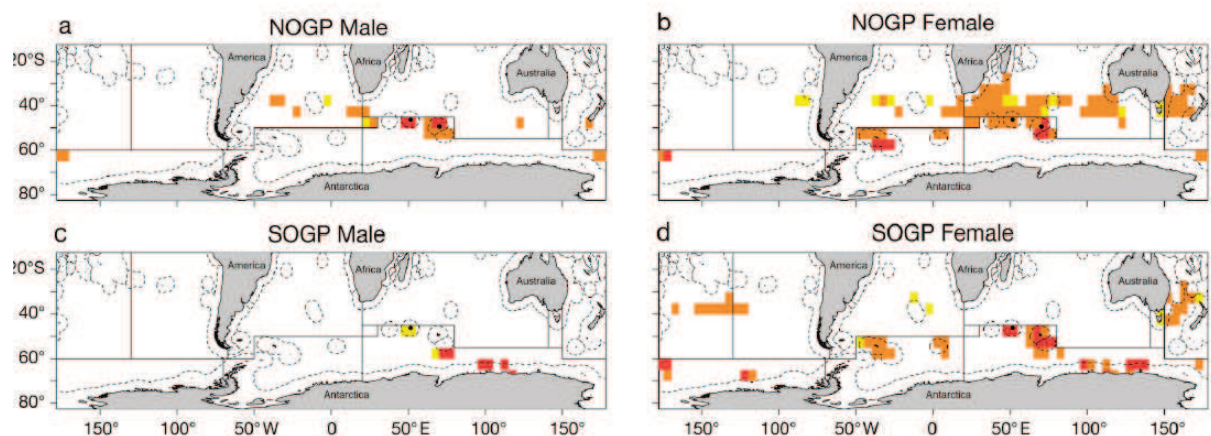


Fig. 8. *Macronectes halli* and *M. giganteus*. Spatial distribution of interaction index (see Fig. 7 legend) for juvenile giant petrels. Panels are as in Fig. 7; see Fig. 6 legend for explanation of solid and dashed lines on the map

During incubation, male giant petrels from both Crozet and Kerguelen tended to remain in shallow waters near the colony and probably fed on carrion, including elephant seals *Mirounga leonina* and king penguin *Aptenodytes patagonicus*, which are abundant around the breeding sites of the 2 species (Guinet et al. 1999, Delord et al. 2004). This is corroborated by visual observations and by analysis of stomach contents collected at the Crozet archipelago which highlight the predominance of carrion in the diet of both species (Ridoux 1994). However, our fine-scale satellite-tracking data indicate that male NOGP are more coastal than male SOGP, which is consistent with results of linear

mixed models performed on the core areas of males and with analyses of stomach contents showing a greater proportion of terrestrial food in the diet of male NOGP (Johnstone 1977, Ridoux 1994), and with tracking and isotopic studies at South Georgia and elsewhere (González-Solís et al. 2000a, Phillips et al. 2011).

#### Nonbreeding season

Unlike other large Procellariiformes that tend to disperse widely outside the breeding season (Mackley et al. 2010), our study shows that adult giant



petrels remain close to the colony during the non-breeding period. Furthermore, they appear to maintain the same sexual differences in foraging ecology that are evident during breeding. Males remained close to the island (also confirmed by activity data), probably feeding around colonies of king penguins (Le Bohec et al. 2003) or elephant seals (authors' pers. obs.). In contrast, the tracked females, particularly SOGP, typically made longer migration to winter in more distant areas (as far as the Tasman Sea). At South Georgia, tracking data indicate that although many individuals of both species remain in local waters or further south in the Scotia Sea, there are also substantial numbers of NOGP that winter on the Patagonian Shelf or in subantarctic waters (González-Solís et al. 2007). This is confirmed by values for  $\delta^{13}\text{C}$  in feathers grown during the winter which indicate that SOGP are much more likely to have an isotope signature typical of Antarctic waters (Phillips et al. 2009). Wintering movements seem thus variable between giant petrel populations, presumably depending on the abundance of terrestrial resources and degree of intra- and inter-specific competition. However, for all giant petrel populations, when carrion availability decreases in the early to mid summer, males in particular switch to foraging over pelagic waters and thus extend their distribution (González-Solís et al. 2007, Phillips et al. 2009, this study).

#### Post-fledging period

The tracked juveniles of both species dispersed eastward from their colonies, and performed at least one, and for some individuals several circumpolar trips during the first year after fledging (Fig. 5). This very dispersive behaviour of juveniles confirms results of a previous tracking study at Macquarie Island (Trebilco et al. 2008) and the pattern of band recoveries of juveniles from the Indian Ocean and other colonies (van den Hoff 2011), which largely consists of birds found dead or dying on beaches of all major land masses bordering the Southern Ocean (Weimerskirch et al. 1985, Trivelpiece & Trivelpiece 1998, Patterson & Hunter 2000).

Although there was considerable overlap in the distribution of juveniles of both species, our results nevertheless suggest some sex- and species-specific differences in post-fledging dispersal. Only juvenile females (NOGP and SOGP) utilised the Tasman Sea, and only NOGP (both sexes) travelled to water off the Patagonian and Australian coasts as well as those surrounding South Georgia and Bouvet islands.

Juveniles of both species of giant petrels are often observed in coastal waters when exhausted after a long migration from their natal colony or forced ashore during severe storms. Furthermore they are known to restore their energy reserves by feeding on beached carcasses (Trivelpiece & Trivelpiece 1998, Petry et al. 2012).

#### Implication for conservation

By combining information on the overall distribution of giant petrels and longline fishing effort, we quantified the degree of overlap, and hence potentially the bycatch risk, at different stages. Our study highlights that this risk is very variable according to the age class, sex and species under consideration. For juveniles, and adults during the breeding and nonbreeding periods, there was extensive overlap with areas of high longline fishing effort. Overlap between giant petrels and vessels has also been recorded around Macquarie Island, South Georgia, Falkland Islands, Prince Edward Islands and New Zealand (Nel et al. 2002b, Robertson et al. 2003, Otley et al. 2007b, Trebilco et al. 2008, Copello & Quintana 2009).

Ship-based observations suggest that NOGP tend to follow fishing boats more than SOGP (Johnstone 1974). Based on recoveries of ringed birds, it appears that NOGP were more likely to be caught than SOGP in recent years in longline fisheries around the Crozet Islands (Delord et al. 2008). Moreover, our tracked female NOGP showed the greatest overlap with longliners (Fig. 6) and are therefore likely to be at a higher risk of being caught during fishing operations.

In general, NOGP are increasing worldwide, whereas SOGP breeding populations show differing trends (Nel et al. 2002a, Delord et al. 2008, Ryan et al. 2009). The few available data on incidental mortality indicate that SOGP appeared to be caught more frequently than NOGP in fisheries for both Patagonian toothfish (Nel et al. 2002b) and tuna (Gales et al. 1998, Bugoni et al. 2008). Although this could relate to differential application of mitigation measures, the observed variation in population trends of the 2 species seems more likely to relate to climatic and other environmental factors, although these are little known. Moreover, besides the potential bycatch risk, giant petrels may benefit from the additional food provided from fisheries, which can represent a large proportion of their diet (Copello et al. 2008). Additional studies are therefore necessary to explain the contrasting patterns between species and localities.



The sex ratio of birds recorded as bycatch or observed feeding on bait or discards indicates that female giant petrels are more likely than males to associate with longliners targeting Patagonian toothfish in waters off the Prince Edward Islands and the Falklands (Nel et al. 2002b, Otley et al. 2007a). This is in accordance with a recent review which concluded that sex biases in bycatch rates are due to differences in distribution rather than behavioural dominance of one sex behind vessels (Bugoni et al. 2011).

The apparent sex bias in previous bycatch studies at other sites contrasts with the interaction index calculated in our study for Crozet and Kerguelen birds: even if males of both species frequent areas of high fishing effort, it seems that females are at greater risk of bycatch because their distribution is more wide ranging, extending to tuna fisheries where use of mitigation measures is limited, whereas within the CCAMLR area (including French EEZs) effective bird bycatch mitigation has been implemented in recent years.

In terms of the potential risk of bycatch of juvenile giant petrels, their wide dispersal during the first months after fledging bring them to areas that overlap extensively with various major fisheries from sub-tropical to Antarctic waters (CCAMLR, WCPFC, IATTC and ICCAT). They move northward to areas of high tuna longline effort in both the Pacific and Atlantic oceans, and of high Patagonian toothfish effort around South Georgia and Bouvet islands. Although bycatch mitigation is very effective in CCAMLR waters, this is far from the case in most tuna fisheries (Anderson et al. 2011). Because of their naivety and especially during the first year when they are still inexperienced in both flying and foraging, juvenile birds are probably more likely to be caught in longlines than adults (Gales et al. 1998, Bregnballe & Frederiksen 2006). Moreover, the proportion of immature giant petrels caught incidentally in the French EEZs on longlines is higher than of adults (Delord et al. 2008). Previous studies have already highlighted the threat that tuna longline fishery represents for albatrosses and large petrels of all age classes (Gales et al. 1998), and this study confirms the high likelihood that juvenile giant petrel will interact with a wide range of longline fisheries (Watkins et al. 2008).

Based on the tracking data, males, in particular NOGP from both Crozet and Kerguelen, show extensive overlap with the local Patagonian toothfish fishery that occurs in shelf waters, whereas females, in particular NOGP, and juveniles overlap with tuna

fisheries operating in the high seas. These high-sea tuna vessels rarely have bird bycatch observers, nor any independent mechanism to monitor compliance with mitigation measures even if these are mandated by the relevant RFMO. Moreover, there is under-reporting of fishing effort by some countries, and consequently the effort values used in this study will be an underestimate. In addition, seabird bycatch is under-reported globally because of low observer coverage of legal fisheries, and no coverage of illegal, unreported and unregulated fishery (IUU) fisheries, which represent a major proportion of fishing activity worldwide (Agnew et al. 2009). In the CCAMLR area, the catch by IUU vessels was estimated to be up to 1615 t in 2009/2010 (SC-CCAMLR 2010). IUU vessels in this and other fisheries have no incentive to apply mitigation measures, and consequently are likely to cause major additional seabird mortality. Finally, longline fishing effort has been increasing since distant water fleets began operating in the Indian Ocean (Tuck et al. 2003), with associated increasing bycatch risks.

It is important to note one limitation of the current study, which was the relatively coarse temporal scale (1 yr) over which fisheries overlap was calculated, which does not take account of seasonal changes in fishing effort and distribution. A more comprehensive risk assessment would be provided by a detailed investigation of fine-scale overlap between birds and vessels (see e.g. Torres et al. 2013). However, this would require the use of more accurate tracking devices to avoid the error inherent in light-based geolocation.

#### Implications for giant petrel populations of the Indian Ocean

Female NOGP and juveniles of both species are at a higher risk of bycatch because of their at-sea distribution. However, the NOGP population at Crozet has been stable since the 2000s, and the SOGP population has increased slightly since the early 1990s (Delord et al. 2008, K. Delord et al. unpubl. data). This assessment seems to be paradoxical, but some studies suggested that fisheries may have a positive effect on giant petrel populations by providing extra food in the form of offal (Copello & Quintana 2003, Copello et al. 2008).

On the other hand, giant petrels of the Indian Ocean rely extensively on the availability of seals and penguins, and so are influenced by local changes in the populations of their prey (Patterson et



al. 2008). At South Georgia, the recent increase in the NOGP population has been linked to the exponential increase of the Antarctic fur seal population (González-Solís et al. 2000a), whereas on Heard Island, the marked decline in the numbers of fledglings of SOGP has been attributed to the decrease in elephant seal pup production (Woehler & Croxall 1991). Population trends of the 2 species therefore appear to be sensitive to bycatch risk in longline fisheries as well as changes in populations of their prey, especially seals.

Although populations of giant petrel in the Indian Ocean seem currently to be secure (Delord et al. 2008), improved uptake of mitigation measures in high seas tuna fisheries remains a top priority, given the overlap with the distribution of female and juvenile giant petrels, particularly NOGP. Moreover, it remains important to assess the actual interactions between giant petrels and fisheries by improving on-board observer programmes, including on trawl vessels where the risk is unknown.

By highlighting the potential threats posed by longline fisheries to giant petrels, and especially the contrasting susceptibility associated with species, sex, age class and life history stage, this study demonstrates the advantage of detailed information on foraging distribution for robust risk assessment and the development of effective strategies for conservation.

**Acknowledgements.** This study was carried out at Crozet and Kerguelen with the support of Institut Paul Emile Victor (IPEV - Program 109), French Southern Territories and Prince Albert II de Monaco Foundation. The study was approved by the Ethic Committee of IPEV and by the 'Comité d'Environnement Polaire'. We thank D. Ramm (CCAMLR) and N. Vogel (IATTC) for assisting with the provision of the fisheries data, all data owners for their permission to use those data and also C. Palma for corrected values for fishing effort in the ICCAT area. We thank J. B. Thiebot and P. Pinet for helpful advice and 2 anonymous referees for their valuable comments on the paper. L.T. was supported by 'Région Poitou-Charentes' and Prince Albert II de Monaco Foundation.

#### LITERATURE CITED

- ACAP (Agreement on the Conservation of Albatrosses and Petrels) (2010a) ACAP species assessments: southern giant petrel *Macronectes giganteus*. www.acap.aq
- ACAP (2010b) ACAP species assessments: northern giant petrel *Macronectes halli*. www.acap.aq
- Agnew DJ, Pearce J, Pramod G, Peatman T, Watton R, Beddington JR, Pitcher TJ (2009) Estimating the worldwide extent of illegal fishing. PLoS ONE 4:e4570
- Anderson ORJ, Small CJ, Croxall JP, Dunn EK, Sullivan BJ, Yates O, Black A (2011) Global seabird bycatch in longline fisheries. Endang Species Res 14:91–106
- Bates D, Maechler M, Bolker B (2011) LME4: Linear Mixed-Effects models using Eigen and S4 classes. R Package Version 0.999375-42. <http://cran.r-project.org/package=lme4>
- BirdLife International (2012) IUCN red list for birds. www.birdlife.org/datazone/species
- Bregnballe T, Frederiksen M (2006) Net-entrapment of great cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* in relation to individual age and population size. Wildl Biol 12: 143–150
- Brooke M (2004) Albatrosses and petrels across the world. Oxford University Press, Oxford
- Brothers N, Gales R, Hedd A, Robertson G (1998) Foraging movements of the shy albatross *Diomedea cauta* breeding in Australia; implications for interactions with longline fisheries. Ibis 140:446–457
- Bugoni L, Mancini PL, Monteiro DS, Nascimento L, Neves TS (2008) Seabird bycatch in the Brazilian pelagic longline fishery and a review of capture rates in the south-western Atlantic Ocean. Endang Species Res 5:137–147
- Bugoni L, Griffiths K, Furness RW (2011) Sex-biased incidental mortality of albatrosses and petrels in longline fisheries: differential distributions at sea or differential access to baits mediated by sexual size dimorphism? J Ornithol 152:261–268
- Burnham KP, Anderson DR (2002) Model selection and multi-model inference: a practical information-theoretic approach. Springer, New York, NY
- Calenge C (2006) The package adehabitat for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. Ecol Model 197:516–519
- Cherel Y, Weimerskirch H, Duhamel G (1996) Interactions between longline vessels and seabirds in Kerguelen waters and a method to reduce seabird mortality. Biol Conserv 75:63–70
- Copello S, Quintana F (2003) Marine debris ingestion by southern giant petrels and its potential relationships with fisheries in the southern Atlantic Ocean. Mar Pollut Bull 46:1513–1515
- Copello S, Quintana F (2009) Spatio-temporal overlap between the at-sea distribution of southern giant petrels and fisheries at the Patagonian Shelf. Polar Biol 32:1211–1220
- Copello S, Quintana F, Pérez F (2008) The diet of the southern giant petrel in Patagonia: fishery-related items and natural prey. Endang Species Res 6:15–23
- Croxall JP, Nicol S (2004) Management of Southern Ocean fisheries: global forces and future sustainability. Antarct Sci 16:569–584
- Cuthbert R, Hilton G, Ryan P, Tuck GN (2005) At-sea distribution of breeding Tristan albatrosses *Diomedea dabbenena* and potential interactions with pelagic longline fishing in the South Atlantic Ocean. Biol Conserv 121: 345–355
- De Solla SR, Bonduriansky R, Brooks RJ (1999) Eliminating autocorrelation reduces biological relevance of home range estimates. J Anim Ecol 68:221–234
- Delord K, Barbraud C, Weimerskirch H (2004) Long-term trends in the population size of king penguins at Crozet archipelago: environmental variability and density dependence? Polar Biol 27:793–800
- Delord K, Gasco N, Weimerskirch H, Barbraud C, Micol T (2005) Seabird mortality in the Patagonian toothfish longline fishery around Crozet and Kerguelen islands, 2001–2003. CCAMLR Science 12:53–80



- Delord K, Besson D, Barbraud C, Weimerskirch H (2008) Population trends in a community of large Procellariiforms of Indian Ocean: potential effects of environment and fisheries interactions. *Biol Conserv* 141:1840–1856
- Gales R, Brothers N, Reid T (1998) Seabird mortality in the Japanese tuna longline fishery around Australia, 1988–1995. *Biol Conserv* 86:37–56
- Gallerani Lawson EJG, Rodgers AR (1997) Differences in home-range size computed in commonly used software programs. *Wildl Soc Bull* 25:721–729
- González-Solis J (2004) Sexual size dimorphism in northern giant petrels: ecological correlates and scaling. *Oikos* 105:247–254
- González-Solis J, Croxall JP, Wood AG (2000a) Foraging partitioning between giant petrels *Macronectes* spp. and its relationship with breeding population changes at Bird Island, South Georgia. *Mar Ecol Prog Ser* 204: 279–288
- González-Solis J, Croxall JP, Wood AG (2000b) Sexual dimorphism and sexual segregation in foraging strategies of northern giant petrels, *Macronectes halli*, during incubation. *Oikos* 90:390–398
- González-Solis J, Croxall J, Briggs D (2002a) Activity patterns of giant petrels, *Macronectes* spp., using different foraging strategies. *Mar Biol* 140:197–204
- González-Solis J, Sanpera C, Ruiz X (2002b) Metals and selenium as bioindicators of geographic and trophic segregation in giant petrels *Macronectes* spp. *Mar Ecol Prog Ser* 244:257–264
- González-Solis J, Croxall JP, Afanasyev V (2007) Offshore spatial segregation in giant petrels *Macronectes* spp.: differences between species, sexes and seasons. *Aquatic Conserv* 17:S22–S36
- Guinet C, Jouventin P, Weimerskirch H (1999) Recent population change of the southern elephant seal at Îles Crozet and Îles Kerguelen: the end of the decrease? *Antarct Sci* 11:193–197
- Hunter S (1983) The food and feeding ecology of the giant petrels *Macronectes halli* and *M. giganteus* at South Georgia. *J Zool* 200:521–538
- Hunter S (1987) Species and sexual isolating mechanisms in sibling species of giant petrels *Macronectes*. *Polar Biol* 7: 295–301
- Hunter S, Brooke ML (1992) The diet of giant petrels *Macronectes* spp. at Marion Island, southern Indian Ocean. *Colon Waterbirds* 15:56–65
- Johnstone GW (1974) Field characters and behaviour at sea of giant petrels in relation to their oceanic distribution. *Emu* 74:209–218
- Johnstone GW (1977) Comparative feeding ecology of the giant petrels *Macronectes giganteus* (Gmelin) and *M. halli* (Mathews). In: Llano GA (ed). *Adaptation within Antarctic ecosystems*. Gulf Publishing, Houston, TX, p 647–668
- Le Bohec C, Gauthier-Clerc M, Gendner JP, Chatelain N, Le Maho Y (2003) Nocturnal predation of king penguins by giant petrels on the Crozet Islands. *Polar Biol* 26:587–590
- Lebreton JD, Clobert J (1991) Bird population dynamics, management, and conservation: the role of mathematical modelling. In: Perrins CM, Lebreton JD, Hiron GJM (eds) *Bird population studies: relevance to conservation and management*. Oxford University Press, Oxford, p 105–125
- Mackley EK, Phillips RA, Silk JRD, Wakefield ED, Afanasyev V, Fox JW, Furness RW (2010) Free as a bird? Activity patterns of albatrosses during the nonbreeding period. *Mar Ecol Prog Ser* 406:291–303
- McConnell BJ, Chambers C, Fedak MA (1992) Foraging ecology of southern elephant seals in relation to the bathymetry and productivity of the Southern Ocean. *Antarct Sci* 4:393–398
- Nel DC, Ryan PG, Crawford RJ, Cooper J, Huyser OA (2002a) Population trends of albatrosses and petrels at sub-Antarctic Marion Island. *Polar Biol* 25:81–89
- Nel DC, Ryan PG, Watkins BP (2002b) Seabird mortality in the Patagonian toothfish longline fishery around the Prince Edward Islands, 1996–2000. *Antarct Sci* 14: 151–161
- Otley H, Reid T, Phillips R, Wood A, Phalan B, Forster I (2007a) Origin, age, sex and breeding status of wandering albatrosses (*Diomedea exulans*), northern (*Macronectes halli*) and southern giant petrels (*Macronectes giganteus*) attending demersal longliners in Falkland Islands and Scotia Ridge waters, 2001–2005. *Polar Biol* 30:359–368
- Otley HM, Reid TA, Pomper J (2007b) Trends in seabird and Patagonian toothfish *Dissostichus eleginoides* long-liner interactions in Falkland Island waters, 2002/03 and 2003/04. *Mar Ornithol* 35:47–55
- Patterson DL, Hunter S (2000) Giant petrel *Macronectes* spp. band recovery analysis from the International Giant Petrel Banding Project, 1988/89. *Mar Ornithol* 28:69–74
- Patterson DL, Woehler EJ, Croxall JP, Cooper J, Poncet S, Fraser WR (2008) Breeding distribution and population status of the northern giant petrel *Macronectes halli* and the southern giant petrel *M. giganteus*. *Mar Ornithol* 36: 115–124
- Paulian P (1953) Pinnipèdes, cétacés, oiseaux des Îles Kerguelen et Amsterdam. Mission Kerguelen 1951. Mémoires de l'Institut Scientifique de Madagascar: Biologie animale 8:111–234
- Petry MV, Scherer JFM, Scherer AL (2012) Ocorrência, alimentação e impactos antrópicos de aves marinhas nas praias do litoral do Rio Grande do Sul, sul do Brasil. *Revista Brasileira de Ornithologia* 20:65–70
- Phillips RA, Xavier JC, Croxall JP, Burger AE (2003) Effects of satellite transmitters on albatrosses and petrels. *Auk* 120:1082–1090
- Phillips RA, Silk JRD, Croxall JP, Afanasyev V, Briggs DR (2004) Accuracy of geolocation estimates for flying seabirds. *Mar Ecol Prog Ser* 266:265–272
- Phillips RA, Bearhop S, McGill RAR, Dawson DA (2009) Stable isotopes reveal individual variation in migration strategies and habitat preferences in a suite of seabirds during the nonbreeding period. *Oecologia* 160:795–806
- Phillips RA, McGill RAR, Dawson DA, Bearhop S (2011) Sexual segregation in distribution, diet and trophic level of seabirds: insights from stable isotope analysis. *Mar Biol* 158:2199–2208
- Quintana F, Dell'Arciprete PO (2002) Foraging grounds of southern giant petrels (*Macronectes giganteus*) on the Patagonian shelf. *Polar Biol* 25:159–161
- Quintana F, Dell'Arciprete OP, Copello S (2010) Foraging behavior and habitat use by the southern giant petrel on the Patagonian Shelf. *Mar Biol* 157:515–525
- Ridoux (1994) The diets and dietary segregation of seabirds at the subantarctic Crozet Islands. *Mar Ornithol* 22: 65–128
- Robertson CJR, Bell EA, Sinclair N, Bell BD (2003) Distribution of seabirds from New Zealand that overlap



- with fisheries worldwide. Department of Conservation, Wellington
- Ryan PG, Jones MGW, Dyer BM, Upfold L, Crawford RJM (2009) Recent population estimates and trends in numbers of albatrosses and giant petrels breeding at the sub-Antarctic Prince Edward Islands. *Afr J Mar Sci* 31: 409–417
  - SC-CCAMLR (Scientific Committee for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources) (2010) Report of the 29th meeting of the Scientific Committee. CCAMLR, Hobart
  - Shaffer SA, Tremblay Y, Awkerman JA, Henry RW and others (2005) Comparison of light- and SST-based geolocation with satellite telemetry in free-ranging albatrosses. *Mar Biol* 147:833–843
  - Tancell C, Phillips RA, Xavier JC, Tarling GA, Sutherland WJ (2013) Comparison of methods for determining key marine areas from tracking data. *Mar Biol* 160:15–26
  - Torres LG, Sagar PM, Thompson DR, Phillips RA (2013) Scaling down the analysis of seabird-fishery interactions. *Mar Ecol Prog Ser* 473:275–289
  - Trebilco R, Gales R, Baker GB, Terauds A, Sumner MD (2008) At sea movement of Macquarie Island giant petrels: relationships with marine protected areas and regional fisheries management organisations. *Biol Conserv* 141:2942–2958
  - Trivelpiece SG, Trivelpiece WZ (1998) Post-fledging dispersal of southern giant petrels *Macronectes giganteus* banded at Admiralty Bay, King George Island, Antarctica. *Mar Ornithol* 26:63–68
  - Tuck GN, Polacheck T, Bulman CM (2003) Spatio-temporal trends of longline fishing effort in the Southern Ocean and implications for seabird bycatch. *Biol Conserv* 114: 1–27
  - Tuck GN, Phillips RA, Small C, Thomson RB and others (2011) An assessment of seabird-fishery interactions in the Atlantic Ocean. *ICES J Mar Sci* 68:1628–1637
  - van den Hoff J (2011) Recoveries of juvenile giant petrels in regions of ocean productivity: potential implications for population change. *Ecosphere* 2:1–13
  - Voisin JF (1968) Les petrels geants (*Macronectes halli* et *Macronectes giganteus*) de l'Ile de la Possession. *Oiseau* 38:95–122
  - Warham J (1990) The petrels: their ecology and breeding systems. Academic Press, London
  - Warham J (1996) The behaviour, population biology and physiology of the petrels. Academic Press, London
  - Watkins BP, Petersen SL, Ryan PG (2008) Interactions between seabirds and deep-water hake trawl gear: an assessment of impacts in South African waters. *Anim Conserv* 11:247–254
  - Weimerskirch H, Jouventin P, Mougin JL, Stahl JC, Van BM (1985) Banding recoveries and the dispersal of seabirds breeding in French Austral and Antarctic Territories. *Emu* 85:22–33
  - Weimerskirch H, Brothers N, Jouventin P (1997) Population dynamics of wandering albatross *Diomedea exulans* and Amsterdam albatross *D. amsterdamensis* in the Indian Ocean and their relationships with long-line fisheries: conservation implications. *Biol Conserv* 79:257–270
  - Weimerskirch H, Capdeville D, Duhamel G (2000) Factors affecting the number and mortality of seabirds attending trawlers and long-liners in the Kerguelen area. *Polar Biol* 23:236–249
  - Wilson RP, Ducamp JJ, Rees WG, Culik BM, Niekamp K (1992) Estimation of location: global coverage using light intensity. In: Priede IG, Swift SM (eds) *Wildlife telemetry: remote monitoring and tracking of animals*. Ellis Horwood, New York, NY, p 131–134
  - Woehler EJ, Croxall JP (1991) The status and conservation of the seabirds of Heard Island and the McDonald Islands. *ICBP Tech Publ* 11:263–277

Editorial responsibility: Rory Wilson,  
Swansea, UK

Submitted: March 6, 2013; Accepted: October 23, 2013  
Proofs received from author(s): February 3, 2014

*The following supplement accompanies the article*

## Foraging zones of the two sibling species of giant petrels in the Indian Ocean throughout the annual cycle: implication for their conservation

Laurie Thiers<sup>1</sup>, Karine Delord<sup>1</sup>, Christophe Barbraud<sup>1</sup>, Richard A. Phillips<sup>2</sup>, David Pinaud<sup>1</sup>, Henri Weimerskirch<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Centre d'Études Biologiques de Chizé, Centre National de la Recherche Scientifique, 79360 Villiers en Bois, France

<sup>2</sup>British Antarctic Survey, Natural Environment Research Council, High Cross, Madingley Road, Cambridge CB3 0ET, UK

\*Corresponding author: thiers@cebc.cnrs.fr

*Marine Ecology Progress Series: 499: 233–248 (2014)*

**Supplement.** This supplementary material describes examples of giant petrel tracks and details of different models tested in our analysis

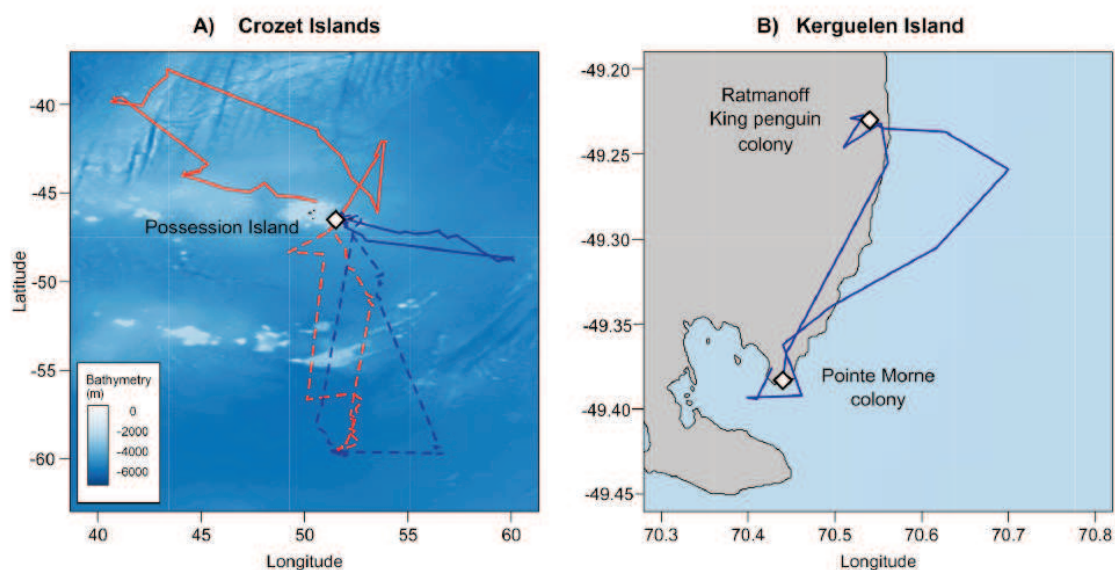


Fig. S1. (A) Example Argos tracks from Crozet, for northern giant petrel during the rearing period (solid lines) and southern giant petrel during the incubation period (dashed lines). Males are represented in blue and females in red. (B) Example track from Kerguelen for a male northern giant petrel during the rearing period



Table S1. Ranked set of the best candidate models of time spent on the water for NOGP from Crozet and Kerguelen archipelagos. Each line represents a different model. AIC,  $\Delta$ AIC and Akaike weight (AICw) are presented for each model tested.

Parameters					AIC	$\Delta$ AIC	AICw
Population	Sex	Month	–	Sex*Month	36555.46	0	0.51
Population	Sex	Month	Population*Sex	Sex*Month	36555.65	0.19	0.47
–	Sex	Month	–	Sex*Month	36563.41	7.95	0.01
Population	Sex	Month	–	–	36596.39	40.93	<0.01
Population	Sex	Month	Population*Sex	–	36596.42	40.95	<0.01
Population	Sex	–	Population*Sex	–	37794.06	1238.60	<0.01
–	–	–	–	–	37816.97	1261.51	<0.01

Table S2. Ranked set of the best candidate models of time spent on the water for NOGP and SOGP from Crozet archipelago. AIC, Delta AIC and Akaike Weight (AICw) are presented for each model tested.

Parameters						AIC	$\Delta$ AIC	AICw
Species	Sex	Month	–	Species*Month	Sex*Month	46407.3	0	0.71
Species	Sex	Month	Species*Sex	Species*Month	Sex*Month	46409.15	1.77	0.29
Species	Sex	Month	Species*Sex	–	–	46486.41	79.11	<0.01
Species	Sex	Month	Species*Sex	Species*Month	–	46488.22	80.92	<0.01
Species	–	Species	–	Species*Month	–	46506.80	99.5	<0.01
Species	Sex	Month	–	–	Sex*Month	46644.52	237.22	<0.01
Species	Sex	Month	Species*Sex	–	Sex*Month	46646.49	239.19	<0.01
–	Sex	Month	–	–	Sex*Month	46648.16	240.86	<0.01
Species	Sex	Month	–	–	–	46771.71	364.41	<0.01
Species	Sex	Month	Species*Sex	–	–	46773.50	366.20	<0.01
Species	Sex	–	Species*Sex	–	–	47426.84	1019.54	<0.01
–	–	–	–	–	–	47444.91	1037.61	<0.01

Table S3. *Macronectes halli* and *M. giganteus*. Variables selected in the best candidate models describing activity pattern (time spent on the water) for northern giant petrels from Crozet and Kerguelen (NOGP Kerguelen & Crozet) and northern and southern giant petrels from Crozet (NOGP & SOGP Crozet). Parameters were estimated using a model average procedure (see ‘Materials and methods: Activity data’). Reference values are: Month01, SexFemale and PopulationCrozet (NOGP Kerguelen & Crozet) and Month01, SexFemale and SpeciesNOGP (NOGP & SOGP Crozet).

NOGP Crozet & Kerguelen		NOGP & SOGP Crozet	
Parameters	Estimates	Parameters	Estimates
Intercept	2.25 ± 0.29	Intercept	2.08 ± 0.30
Month02	0.27 ± 0.24	Month02	0.30 ± 0.28
Month03	0.24 ± 0.23	Month03	0.46 ± 0.28
Month04	-0.17 ± 0.23	Month04	0.20 ± 0.28
Month05	-0.26 ± 0.23	Month05	0.15 ± 0.28
Month06	-0.73 ± 0.23	Month06	-0.38 ± 0.28
Month07	-0.59 ± 0.23	Month07	-0.43 ± 0.28
Month08	-1.12 ± 0.23	Month08	-1.17 ± 0.28
Month09	-2.25 ± 0.25	Month09	-1.64 ± 0.30
Month10	-2.54 ± 0.35	Month10	-2.11 ± 0.36
Month11	-0.66 ± 0.27	Month11	-0.40 ± 0.31
Month12	-0.30 ± 0.23	Month12	-0.27 ± 0.28
SexMale:month02	-0.23 ± 0.28	SexMale:month02	-0.30 ± 0.31
SexMale:month03	-0.55 ± 0.27	SexMale:month03	-0.83 ± 0.31
SexMale:month04	-0.43 ± 0.27	SexMale:month04	-0.93 ± 0.31
SexMale:month05	-0.39 ± 0.27	SexMale:month05	-0.98 ± 0.31
SexMale:month06	-0.27 ± 0.27	SexMale:month06	-0.70 ± 0.31
SexMale:month07	-0.82 ± 0.27	SexMale:month07	-1.05 ± 0.31
SexMale:month08	-0.38 ± 0.27	SexMale:month08	-0.51 ± 0.31
SexMale:month09	0.18 ± 0.29	SexMale:month09	-0.91 ± 0.33
SexMale:month10	0.67 ± 0.40	SexMale:month10	-0.13 ± 0.36
SexMale:month11	0.19 ± 0.31	SexMale:month11	-0.13 ± 0.35
SexMale:month12	0.12 ± 0.27	SexMale:month12	-0.01 ± 0.31
SexMale	-0.59 ± 0.34	SpeciesSOGP:month02	0.24 ± 0.31
PopulationKerguelen	-0.55 ± 0.34	SpeciesSOGP:month03	0.03 ± 0.31
PopulationKerguelen:SexMale	-0.25 ± 0.29	SpeciesSOGP:month04	0.39 ± 0.31
		SpeciesSOGP:month05	0.30 ± 0.31
		SpeciesSOGP:month06	0.48 ± 0.31
		SpeciesSOGP:month07	0.68 ± 0.31
		SpeciesSOGP:month08	1.23 ± 0.31
		SpeciesSOGP:month09	1.94 ± 0.32
		SpeciesSOGP:month10	0.65 ± 0.37
		SpeciesSOGP:month11	-0.24 ± 0.36
		SpeciesSOGP:month12	-0.42 ± 0.31
		SexMale	-0.28 ± 0.33
		SpeciesSOGP	-0.82 ± 0.33
		SpeciesSOGP:SexMale	-0.08 ± 0.16
Individual	0.48 ± 0.92	Individual	0.39 ± 1.03



Table S4. *Macronectes halli* and *M. giganteus*. Variables selected in the average models of time spent per  $5 \times 5^\circ$  grid square in relation with fishing effort for adult and juvenile northern (NOGP) and southern (SOGP) giant petrels. TPPS.0: -probability of presence index. Values are coefficient  $\pm$  SD. Reference values are FishingEffortClass0, SexFemale and SpeciesNOGP

Adults		Juveniles	
Parameters	Estimates	Parameters	Estimates
Intercept	$-0.98 \pm 0.15$	Intercept	$-0.75 \pm 0.28$
TPPS.0	$-97.18 \pm 3.76$	FishingEffortClass1	$0.22 \pm 0.19$
FishingEffortClass1	$0.17 \pm 0.17$	FishingEffortClass2	$0.77 \pm 0.26$
FishingEffortClass2	$-0.70 \pm 0.22$	FishingEffortClass3	$0.81 \pm 0.27$
FishingEffortClass3	$1.45 \pm 0.27$	FishingEffortClass4	$0.31 \pm 0.30$
FishingEffortClass4	$1.18 \pm 0.32$	SexMale	$0.45 \pm 0.35$
SexMale	$0.28 \pm 0.18$	SpeciesSOGP	$0.11 \pm 0.38$
SpeciesSOGP	$0.21 \pm 0.19$	SpeciesSOGP*SexMale	$0.66 \pm 0.46$
SpeciesSOGP*SexMale	$0.03 \pm 0.06$	FishingEffortClass1*SexMale	$-0.01 \pm 0.03$
FishingEffortClass1*SexMale	$0.01 \pm 0.13$	FishingEffortClass2*SexMale	$-0.21 \pm 0.05$
FishingEffortClass2*SexMale	$0.06 \pm 0.16$	FishingEffortClass3*SexMale	$0.02 \pm 0.04$
FishingEffortClass3*SexMale	$0.09 \pm 0.20$	FishingEffortClass4*SexMale	$0.03 \pm 0.04$
FishingEffortClass4*SexMale	$0.77 \pm 0.25$	FishingEffortClass1*SpeciesSOGP	$-0.03 \pm 0.02$
FishingEffortClass1*SpeciesSOGP	$-0.06 \pm 0.21$	FishingEffortClass2*SpeciesSOGP	$-0.01 \pm 0.03$
FishingEffortClass2*SpeciesSOGP	$-0.23 \pm 0.27$	FishingEffortClass3*SpeciesSOGP	$0.03 \pm 0.03$
FishingEffortClass3*SpeciesSOGP	$-0.79 \pm 0.34$	FishingEffortClass4*SpeciesSOGP	$-0.01 \pm 0.03$
FishingEffortClass4*SpeciesSOGP	$-3.47 \pm 0.44$		
Individual	$0.20 \pm 0.72$	Individual	$0.52 \pm 0.67$



Table S5. Ranked set of the best candidate models of time spent per square for adult birds. Estimates and standard deviation of the parameters, AIC, AAIC and Akaike weight (AICw) are presented for each model tested. TPPS.0 corresponds to presence probability index

Integer	TPPS.0	Fishing Effort Class	Species	Sex	Fishing Effort	Fishing Effort	Species* Sex	AIC	DAIC	AICw
-1.03 ± 0.07	-90.24 ± 42.60	0.15 ± 0.04	0.22 ± 0.09	0.31 ± 0.09	-0.42 ± 0.07	-	-	12316.68	0	0.45
-0.99 ± 0.07	-91.29 ± 42.58	0.08 ± 0.05	0.20 ± 0.09	0.22 ± 0.09	-0.39 ± 0.07	0.15 ± 0.07	-	12317.26	0.58	0.34
-1.0 ± 0.08	-90.92 ± 42.61	0.15 ± 0.04	0.16 ± 0.11	0.26 ± 0.10	-0.42 ± 0.07	-	0.14 ± 0.18	12319.58	2.9	0.11
-0.96 ± 0.08	-92.11 ± 42.59	0.08 ± 0.05	0.14 ± 0.12	0.16 ± 0.11	-0.39 ± 0.07	0.15 ± 0.07	0.17 ± 0.18	12319.96	3.28	0.09
-0.87 ± 0.06	-91.89 ± 42.62	0.15 ± 0.04	0.16 ± 0.11	-	-0.42 ± 0.07	-	-	12323.05	6.37	0.02
-0.90 ± 0.07	-93.08 ± 42.77	-0.08 ± 0.04	0.01 ± 0.09	0.18 ± 0.09	-	0.22 ± 0.07	-	12343.16	26.48	<0.01
-0.80 ± 0.05	-93.89 ± 42.74	-	-	-	-	-	-	12344.67	27.99	<0.01
-0.9 ± 0.07	-92.50 ± 42.74	-	-0.05 ± 0.11	0.27 ± 0.11	-	-	0.13 ± 0.18	12345.37	28.69	<0.01
-0.87 ± 0.08	-93.84 ± 42.78	-0.08 ± 0.04	-0.05 ± 0.11	0.12 ± 0.11	-	0.23 ± 0.07	0.16 ± 0.18	12345.94	29.26	<0.01
-0.94 ± 0.07	-91.65 ± 42.84	0.01 ± 0.03	-0.01 ± 0.09	0.32 ± 0.09	-	-	-	12349.31	32.63	<0.01
-0.92 ± 0.08	-92.21 ± 42.85	0.01 ± 0.03	-0.05 ± 0.11	0.27 ± 0.11	-	-	0.13 ± 0.18	12352.38	35.7	<0.01

Table S6. Ranked set of the best candidate models of time spent per square for juvenile birds. Estimates and standard deviation of the parameters, AIC, AAIC and Akaike weight (AICw) are presented for each model tested.

Integer	Fishing Effort Class	Species	Sex	Fishing Effort	Fishing Effort Class*Sex	Species* Sex	AIC	DAIC	AICw
-0.74 ± 0.20	0.20 ± 0.04	0.04 ± 0.34	0.35 ± 0.38	-	-	1.06 ± 0.73	4753.90	0	0.54
-0.82 ± 0.21	0.21 ± 0.04	0.26 ± 0.31	0.63 ± 0.34	-	-	-	4755.15	1.25	0.29
-0.74 ± 0.20	0.22 ± 0.04	0.04 ± 0.34	0.37 ± 0.38	-	-0.05 ± 0.09	1.06 ± 0.73	4758.51	4.61	0.05
-0.74 ± 0.20	0.21 ± 0.05	0.04 ± 0.34	0.35 ± 0.38	-0.01 ± 0.08	-	1.06 ± 0.73	4759.06	5.16	0.04
0.82 ± 0.21	0.22 ± 0.04	0.26 ± 0.31	0.65 ± 0.34	-	-0.05 ± 0.09	-	4759.78	5.88	0.03
-0.82 ± 0.21	0.21 ± 0.05	0.26 ± 0.32	0.63 ± 0.34	-0.01 ± 0.08	-	-	4760.32	6.42	0.02
-0.63 ± 0.20	0.21 ± 0.05	0.20 ± 0.34	-	-0.01 ± 0.08	-	-	4761.30	7.4	0.01
-0.74 ± 0.21	0.23 ± 0.05	0.04 ± 0.34	0.37 ± 0.38	-0.01 ± 0.08	-0.05 ± 0.10	1.06 ± 0.73	4763.59	9.69	<0.01
-0.82 ± 0.21	0.23 ± 0.05	0.27 ± 0.05	0.65 ± 0.34	0.01 ± 0.08	-0.05 ± 0.10	-	4764.86	10.96	<0.01
-0.66 ± 0.20	-	0.03 ± 0.33	0.35 ± 0.37	-	-	1.08 ± 0.73	4777.49	23.59	<0.01
-0.49 ± 0.15	-	-	-	-	-	-	4777.89	23.99	<0.01



## **Distribution of the top predator community around Kerguelen archipelago**

Laurie Thiers<sup>a</sup>, Karine Delord<sup>a</sup>, Charles-André Bost<sup>a</sup>, Christophe Guinet<sup>a</sup>, Henri Weimerskirch<sup>a</sup>

<sup>a</sup> Centre d'Études Biologiques de Chizé, Centre National de la Recherche Scientifique, 79360 Villiers en Bois, France

### **1. Introduction**

Over the last decades, marine organisms have been facing an increasing number of threats such as climate change, pollution, overfishing or introduced species (Derraik 2002, Bax et al. 2003, Coll et al. 2008, Hoegh-Guldberg & Bruno 2010). Because of these fast changes, marine ecosystems are likely to know important disruptions in the near future, possibly leading to global biodiversity loss. Consequently, it has become essential to identify persistent areas of species concentration to design effective conservation measures.

Setting up marine protected areas has become central part of marine conservation programs (Boudouresque et al. 2005, Cañadas et al. 2005, Harris et al. 2007). However, prioritizing areas that most require special protection remains the turning point. To tackle this issue, designation of biodiversity hotspots has been increasingly used (Mittermeier et al. 1998, Myers et al. 2000, Worm et al. 2003, Allen 2008). This strategy lied on the identification of areas where a large number of endemic species under conservation concern concentrate (Myers 1988).

Large species such as mammals or birds are often considered as good predictor of others taxa (Reid 1998). These species often showed habitat preferences that are likely to encompass those of their preys. Because of their

common requirements, these large species also known as “umbrella” may be considered as surrogate of global biodiversity (Branton & Richardson 2011). As a consequence, top predators are privileged candidates in the identification of biodiversity hotspots.

Here we studied marine top predator distribution during austral summer within the CCAMLR area of Kerguelen and Heard Island. We used long-term dataset for nine different top predator taxa from various trophic guilds and conservation status. We first established a picture of the available distribution data for these species, using telemetric data collected over two decades to map their distribution. Then we calculated index combining these data to highlight biodiversity hotspot. Moreover, we used habitat models to predict their distribution within the study area at a colony level. Finally, using these predictions, we drew up a global map of the important at-sea areas for the top predator community of the Kerguelen archipelago.

## **2. Methods**

### *2.1 Study species*

Study area encompassed CCAMLR areas 58.5.1 and 58.5.2 corresponding to the waters around the French Kerguelen archipelago and the Australian Heard Island respectively.

Tracking data were collected on several species of top predators breeding in Kerguelen archipelago (Fig. S1) and including flying birds: wandering albatross *Diomedea exulans* (WAAL), black-browed albatross *Thalassarche melanophris* (BBAL), white-chinned petrel *Procellaria aequinoctialis* (WCPE), and Kerguelen shag *Leucocarbo verrucosus* (KECO), diving birds: king penguin *Aptenodytes patagonicus* (KIPE), gentoo penguin *Pygoscelis papua* (GEPE) and macaroni penguin *Eudyptes*

*chrysolophus* (MAPE), and marine mammals: southern Antarctic fur seal *Arctocephalus gazella* (SAFS) and southern elephant seal *Mirounga leonine* (SESE). Individuals were equipped with GPS or ARGOS Platform Terminal Transmitters, and all data used in this study were collected during the breeding season of the species named above except for the southern elephant seal which were equipped during their post-breeding stage. All species tracked during their breeding period are central place foragers that regularly performed trips between breeding and foraging ground to incubate the egg or feed their young. All birds were captured at nest by hand and tracking devices were fixed to the back feathers using Tesa tape (more details in Weimerskirch & Lys 2000). Elephant seals were captured with a canvas head-bag and anesthetized before deployment of CTD that were fixed on animal's head (more details in Guinet et al. 2014). Fur seals were captured using a hoop net and restrained on a board before to be equipped with PTT (more details in Guinet et al. 2001).

## 2.2 Distribution

Study area was divided into cells of 0.25°. Using the R package "trip", time spend per square (TPPS) was calculated as the total amount of time spent by an individual in each cell of the grid during a single foraging trip. These values were then standardised within species as the proportion of trip duration spent in each cell, in order to make trips comparable. Finally, these values were summed by species.

## 2.3 Habitat modelling

Within our studied species, we used data from four of them to represent distribution range and foraging areas, namely black-browed and wandering albatross,

king penguin and Antarctic fur seal. Species we chosen on the basis of contrasted diet and foraging behaviour. Since tracking data only provides presence data, we generated pseudo-absence: for each trip, we choose a number of absence data equal to the number of presence data within an area delimited by the mean maximum range of breeding individuals.

Environmental variables were then extracted under both cells where animals were present and pseudo-absence cells. We used dynamic variables that are Chlorophyll *a* concentration (Chloa), Sea Surface Temperature (SST), Sea Level Anomaly (SLA) and associated gradients as well as fixed variables that are bathymetry (Bathy) and its gradient (Bathy\_grad), and Distance to the colony (DCol).

We used functions of the Biomod2 package to built ensemble modelling for each species of our chosen panel. As Biomod2 do not allow for taking into account individual as random effect, we preliminary check for the capability of our available set of individuals to represent the whole species distribution. To do this, for each species, we ran 1000 simulations for different steps from 5 individuals to the total numbers of individuals available and we calculated for each of these steps the mean numbers of visited cells according to the number of individuals considered (Fig. S2-S5). If a plateau is reached, it can be assumed that the number of individuals available is sufficient to represent the whole distribution of the species and that the pattern observed is not biased toward individual strategies.

Biomod2 allow for the use of nine modelling process that are GLM, GAM, RF, ANN, MARS, SRE, GBT, CT, FDA (see Hegel et al. 2010 for review), Each modelling technique was run 50 times, and only models with ROC value over 0.70 were kept to calculate the average model. Predictions were finally performed using weighted parameters calculated on the basis of the performance of each remaining models.

Using predictions calculated for each species of the panel, a map of mean presence probability was then generated to determine common area within our four species.

### **3. Results**

#### *3.1 Distribution*

##### 3.1.1 Procellariiforms

###### 3.1.1.1 Black-browed albatross

During breeding season, Black-browed albatross were widely distributed over the study area (Fig. 1). However, birds mainly concentrated on the Kerguelen plateau, along the shelf-break. Highest values of time spent per square occurred on eastern and southern slopes close to the colony.

###### 3.1.1.2 Wandering albatross

Wandering albatrosses tracked from both Kerguelen and Crozet archipelagos were present in the study area. Individuals breeding in Kerguelen performed large oceanic foraging trips spread over a wide part of the study area (Fig.2). However, it appears that the southern and the western part are less used. Shelf edges of the Kerguelen plateau concentrate highest values of time spent per square, mainly in the northern and eastern part of the plateau. The vicinity of the colony is of course highly used by birds tracked. Individuals from Crozet travelled over wide distance to forage in the northern and northwestern part of the Kerguelen plateau (Fig. S2).

###### 3.1.1.3 White-chinned petrel

During the chick rearing period when they were tracked, white-chinned petrels alternated short (~1 day) and long (~9 days) foraging trips (Péron et al. 2010). Here

we only considered short foraging trips (less than 3 days long). Trips are mainly directed toward South-West and most of the presence cells are restricted to the peri-insular plateau (Fig. 3). Area that was the most visited by birds tracked is located southward from the colony, at the intersection of the Polar Front and the shelf-break of the plateau.

#### 3.1.1.4 Kerguelen shag

Kerguelen shags presented short-range foraging trips compared to the others species of this study (Fig. 4). All tracks recorded were restricted to the colony cell.

#### 3.1.2 Penguins

##### 3.1.2.1 King penguin

Breeding King penguins from the Courbet Peninsula performed trips that are mainly directed toward South-West (Fig.5). Most of them are located on the Kerguelen plateau. Highest values of time spent per square mostly occurred between colony and the Polar Front.

##### 3.1.2.2 Macaroni penguin

Most of Macaroni penguins breeding trips are directed toward South-East (Fig. 6). There were tracks both over and outside the insular plateau. Time spent per square was higher on the Polar Front, near the colony and offshore, eastward from the colony.

##### 3.1.2.3 Gentoo penguin



Gentoo penguin showed coastal foraging trips (Fig. 7). Cells where individuals were present are comprised between colony and eastward 500m line slope of the plateau.

### 3.1.3 Marine mammals

#### 3.1.3.1 Southern elephant seal

During the post-breeding season, after the weaning of the pups, female southern elephant seals performed long foraging trip broadly exceeding study area boundaries. They dispersed widely around Kerguelen archipelago, mostly toward South and East (Fig. 8). A very few trips crossed Sub-Antarctic Front. Vicinity of the colony represented the most used area for elephant seals.

#### 3.1.3.2 Antarctic fur seal

Antarctic fur seals were tracked from three different colonies (Fig. 9). They seemed to forage indifferently on and out insular plateau of Kerguelen archipelago. Individuals from Kerguelen mainland colonies showed trips directed toward South-East. On the contrary, trips of individuals tracked from the colony of Iles Nuageuses are directed westward. Highest values of time spent per square occurred close to the colonies and on the bathymetric slope, west of these colonies.

#### 3.1.4 All species combined

TPPS of each species was standardised within species and summed, each species having the same weight, to highlight most used zones over the study area. Highest values occurred in the vicinity of the eastern island's coasts (Fig. 10). High predicted presence probability also occurred over low bathymetry area, in the south-

eastern part of the Kerguelen plateau, and in a lesser extent, oceanic waters eastward from the plateau. Most of these values are comprised between Kerguelen's coasts and the Polar Front.

### 3.2 Predictions

Presence probability predictions were generated for 4 of the studied species that are BBAL, WAAL, KIPE and SAFS (Fig. 11, Fig S2-S4). To investigate the colony effect on these species distribution, we also modelled predictions for two major colonies of BBAL from which telemetric data were not available.

#### 3.2.1 BBAL

It appears that predictions of presence probability for BBAL are concordant with distribution pattern observed from telemetric data (Fig. 11). It can thus be assumed that the model developed is relevant. Highest values are located in the middle part of the Kerguelen plateau, in the vicinity of the Canyon des Sourcils Noirs colony, along the western and eastern shelf edges and, in a lesser extent, in the oceanic waters nearby these slopes.

When applied to the two main others colonies of BBAL in the Kerguelen archipelago, Cap Français and Heard Island, predicted probabilities show a very contrasted pattern between the colonies which are respectively located in the northern part of Kerguelen and in the Australian island of Heard, in the southern extremity of the plateau (Fig. 12). Predictions for these two sites showed very little overlap, but share the same pattern that predictions from Canyon des Sourcils Noirs, with the highest values concentrated in the plateau and along shelf edges.

#### 3.2.2 Panel species

Highest probabilities occurred in the central part of the plateau and along eastern and western slopes (Fig. 13). Most of the high values are located between eastern coasts of Kerguelen and Polar Front. Some high presence probabilities are predicted outside the plateau and are mostly located in the eastern part of the study area. Values showed a quite high overlap between habitats suitable for our four species.

#### **4. Discussion**

Top predators species studied here presented contrasted distribution patterns. There were differences in range, extent and use of the oceanographic features.

As expected, colony has a strong effect on species distribution patterns (Garthe 1997). As central place foragers, breeding individuals performed foraging trips whose colony is the center. Similarly, surroundings of colonies are important areas as it represents migratory corridors for animals moving to offshore waters. As a consequence, breeding colony and surroundings are crossing areas that concentrate high number of animals and high species diversity. In this study, most of the colonies where individuals were equipped are located on the eastern coast of the main island, leading to high values of TPPS in the vicinity of these colonies. Models outputs for the three main colonies of BBAL, which are located in very distant locations, well illustrated the influence of colony on this species distribution, with very different areas highlighted by each model predictions. Model predictions for Heard Island are otherwise very similar with results from a previous study carried out in Heard Island by Hindell and colleagues (Hindell et al. 2011).

Slopes of the Kerguelen plateau appeared also to be driving factor in the distribution of the majority of the study species, especially for BBAL which is known for foraging in neritic waters of the shelf-break (Cherel et al. 2000), but also for

WCPE that used slopes during short foraging trips (Catard et al. 2000), as well as WAAL and SAFS (Croxall & Wood 2002, Weimerskirch et al. 2002).

In this study, the Polar front is preferentially targeted by king and macaroni penguins as it was showed in previous studies (Bost et al. 1997, Guinet et al. 1997, Barlow & Croxall 2002, Pütz 2002) and supported by diet analyses (Ridoux 1994). This preference could be explained by the preferential prey of King and Macaroni penguins, respectively myctophid fish and krill, that are largely distributed over the Polar Front Zone, but tend to concentrate in the front itself (Pakhomov et al. 1994, Pakhomov & McQuaid 1996). Because of their inner characteristics in term of temperature, salinity and density but also because of convergence processes, fronts often show increased productivity and biomass. As a consequence, frontal zones had long been recognized as important areas for foraging predators (Schneider 1982, Jahncke et al. 2005, Bost et al. 2009).

The zone East and South-East from the Kerguelen mainland zone appeared to be highly exploited by both seabird and marine mammal species in this study, particularly diving predators such as penguins and fur seals. This area corresponds to the Kerguelen plume, an area of high levels of primary production within the Southern Ocean (Moore & Abbott 2000). This structure is produced by high primary productivity of the plateau, probably due to the natural fertilization of this water mass by iron inputs (Blain et al. 2001), taken away by the eastward Antarctic Circumpolar Current.

In this study, the results from TPPS analysis have allow the validation of our panel species to predict area of importance around Kerguelen archipelago as both cumulated TPPS for all species and predicted presence probability for the 4 species highlighted central part of the Kerguelen plateau, next to the colonies from where

most of the studied individuals were tracked. As a consequence, it can be supposed that the analyses outputs are biased toward areas from where most of the telemetric studies were undertaken, although they are major colonies for species of interest.

Further work is thus needed to complete this study. If the plateau is approached by our representativeness analysis, it is not reached, suggesting that more tracking data are needed for all the four species modelled here. Moreover, to correct the colony bias, the predicted presence map should include predictions for all major colonies of each species included in this analysis. Finally, as the species selected for our predicted map of presence do not represent all trophic guilds within the top predator community of the Kerguelen archipelago, it could be valuable to include data for species that feed on lower trophic levels (e.g. small petrels species), in the aim of determining overall distribution of resources from the maximum numbers of trophic levels in the study area.

In this study, predictions generated from Biomod2 package for a panel of species selected on their foraging habits are concordant with the observed pattern for all nine species tracked. It appears that the monitoring of a few relevant species may be sufficient to identify important areas at-sea for the whole top predator community of the Kerguelen archipelago. This modelling method is a powerful tool as it allows testing for several types of modelling techniques, and thus different shape of response. Only the best ones are kept in the final analysis as a ROC threshold is used to discriminate models that are able to explain data distribution. We can expect that the different bias associated with each technique compensate and allow for predictions as accurate as possible.

The average output from four species of contrasted foraging strategies highlight the central part of the plateau and the eastern and western slopes. In the aim of setting a



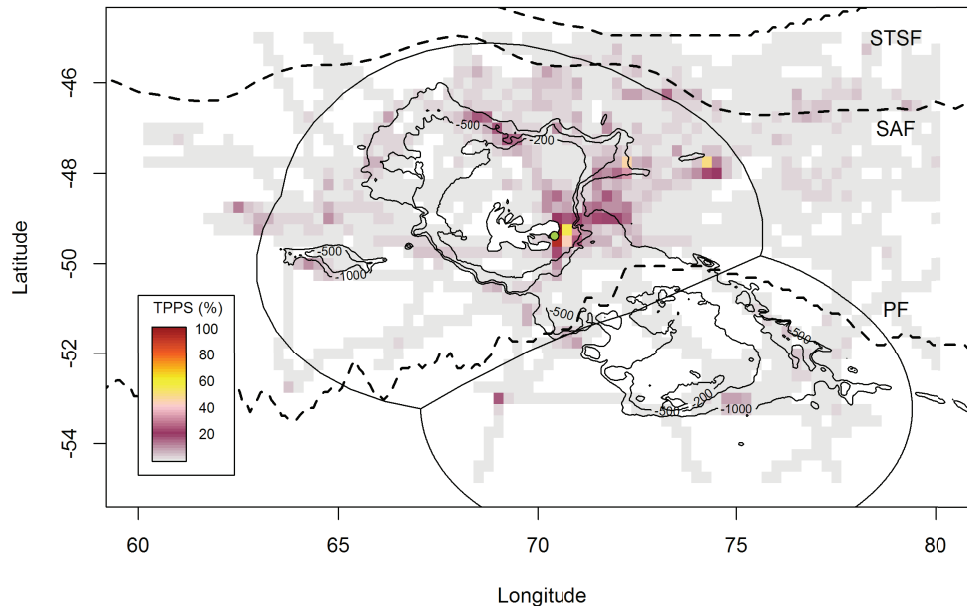
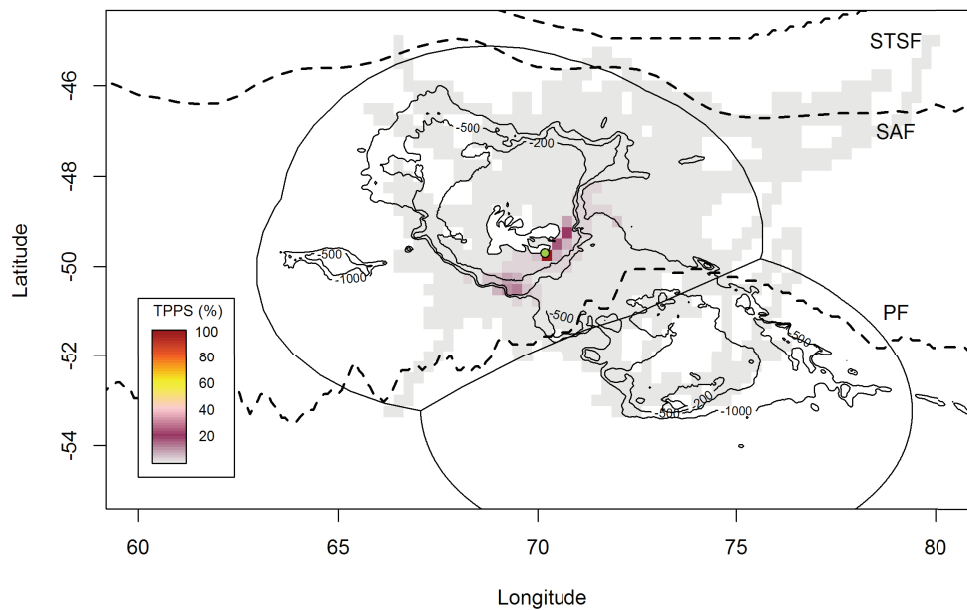
Marine Protected Area within the CAMMLR area of Kerguelen island, this area could be valuable to include within potential reserve limits.

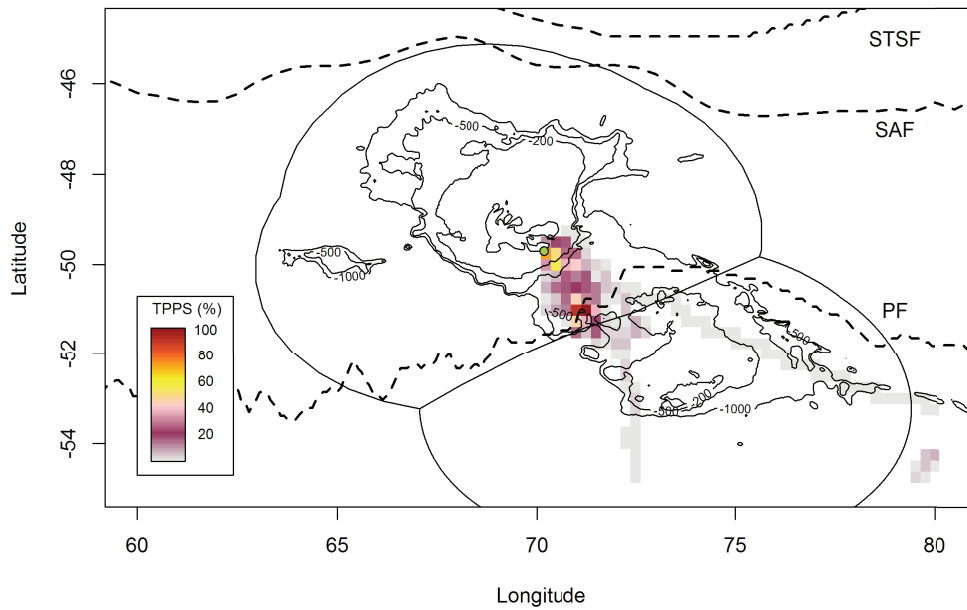
## References

- Allen GR (2008) Conservation hotspots of biodiversity and endemism for Indo-Pacific coral reef fishes. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 18:541-556
- Barlow KE, Croxall JP (2002) Seasonal and interannual variation in foraging range and habitat of macaroni penguins *Eudyptes chrysolophus* at South Georgia. *Marine Ecology Progress Series* 232
- Bax N, Williamson A, Aguero M, Gonzalez E, Geeves W (2003) Marine invasive alien species: a threat to global biodiversity. *Marine policy* 27:313-323
- Blain S, Tréguer P, Belviso S, Bucciarelli E, Denis M, Desabre S, Fiala M, Martin Jézéquel V, Le Fèvre J, Mayzaud P (2001) A biogeochemical study of the island mass effect in the context of the iron hypothesis: Kerguelen Islands, Southern Ocean. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 48:163-187
- Bost C-A, Cotté C, Bailleul F, Cherel Y, Charrassin J-B, Guinet C, Ainley DG, Weimerskirch H (2009) The importance of oceanographic fronts to marine birds and mammals of the southern oceans. *Journal of Marine Systems* 78:363-376
- Bost CA, Georges JY, Guinet C, Cherel Y, Pütz K, Charrassin JB, Handrich Y, Zorn T, Lage J, Le Maho Y (1997) Foraging habitat and food intake of satellite-tracked king penguins during the austral summer at Crozet Archipelago. *Marine Ecology Progress Series* 150:21-33
- Boudouresque CF, Cadiou G, Le Direac'h L (2005) Marine protected areas: a tool for coastal areas management. In: *Strategic management of marine ecosystems*. Springer, p 29-52
- Branton M, Richardson JS (2011) Assessing the Value of the Umbrella-Species Concept for Conservation Planning with Meta-Analysis. *Conservation biology* 25:9-20
- Cañadas A, Sagarminaga R, De Stephanis R, Urquiola E, Hammond PS (2005) Habitat preference modelling as a conservation tool: proposals for marine protected areas for cetaceans in southern Spanish waters. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 15:495-521
- Catard A, Weimerskirch H, Cherel Y (2000) Exploitation of distant Antarctic waters and close shelf-break waters by white-chinned petrels rearing chicks. *Marine Ecology Progress Series* 194:249-261
- Cherel Y, Weimerskirch H, Trouvé C (2000) Food and feeding ecology of the neritic-slope forager black-browed albatross and its relationships with commercial fisheries in Kerguelen waters. *Marine Ecology Progress Series* 207:183-199
- Coll M, Libralato S, Tudela S, Palomera I, Pranovi F (2008) Ecosystem overfishing in the ocean. *PLoS one* 3:e3881
- Croxall JP, Wood AG (2002) The importance of the Patagonian Shelf for top predator species breeding at South Georgia. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 12:101-118
- Derraik JGB (2002) The pollution of the marine environment by plastic debris: a review. *Marine pollution bulletin* 44:842-852
- Garthe S (1997) Influence of hydrography, fishing activity, and colony location on summer seabird distribution in the south-eastern North Sea. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 54:566-577

- 323 Guinet C, Dubroca L, Lea MA, Goldsworthy S, Cherel Y, Duhamel G, Bonadonna F, Donnay  
324 J-P (2001) Spatial distribution of foraging in female Antarctic fur seals *Arctocephalus*  
325 *gazella* in relation to oceanographic variables: a scale-dependent approach using  
326 geographic information systems. Marine Ecology Progress Series 219:251-264
- 327 Guinet C, Koudilz M, Bosts CA, Durbecz JP, Georges JY, Mouchot MC, Jouventin P (1997)  
328 Foraging behaviour of satellite-tracked king penguins in relation to sea-surface  
329 temperatures. Mar Ecol Prog Ser 150:11-20
- 330 Guinet C, Vacqu  -Garcia J, Picard B, Bessigneul G, Lebras Y, Dragon A-C, Viviant M,  
331 Arnould JPY, Bailleul F (2014) Southern elephant seal foraging success in relation to  
332 temperature and light conditions: insight into prey distribution. Marine Ecology  
333 Progress Series 499:285-301
- 334 Harris J, Haward M, Jabour J, Woehler EJ (2007) A new approach to selecting Marine  
335 Protected Areas (MPAs) in the Southern Ocean. Antarctic Science 19:189-194
- 336 Hegel TM, Cushman SA, Evans J, Huettmann F (2010) Current state of the art for statistical  
337 modelling of species distributions. In: Spatial complexity, informatics, and wildlife  
338 conservation. Springer, p 273-311
- 339 Hindell MA, Bost CA, Charrassin JB, Gales N, Lea MA, Goldsworthy SD, Page B, Robertson  
340 G, Wienecke W, O'Toole M, Guinet C (2011) Foraging habitats of top predators, and  
341 areas of ecological significance, on the Kerguelen Plateau. In: The Kerguelen Plateau:  
342 marine ecosystem and fisheries. Soci  t   d'ichtyologie, p 203-215
- 343 Hoegh-Guldberg O, Bruno JF (2010) The impact of climate change on the world's marine  
344 ecosystems. Science 328:1523-1528
- 345 Jahncke J, Coyle KO, Zeeman SI, Kachel NB, Hunt GL (2005) Distribution of foraging  
346 shearwaters relative to inner front of SE Bering Sea. Marine Ecology Progress Series  
347 305:219-233
- 348 Mittermeier RA, Myers N, Thomsen JB, Da Fonseca GAB, Olivieri S (1998) Biodiversity  
349 hotspots and major tropical wilderness areas: approaches to setting conservation  
350 priorities. Conservation biology 12:516-520
- 351 Moore JK, Abbott MR (2000) Phytoplankton chlorophyll distributions and primary  
352 production in the Southern Ocean. Journal of Geophysical Research: Oceans (1978-  
353 2012) 105:28709-28722
- 354 Myers N (1988) Threatened biotas: "hot spots" in tropical forests. Environmentalist 8:187-208
- 355 Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Da Fonseca GAB, Kent J (2000) Biodiversity  
356 hotspots for conservation priorities. Nature 403:853-858
- 357 Pakhomov EA, McQuaid CD (1996) Distribution of surface zooplankton and seabirds across  
358 the Southern Ocean. Polar Biology 16:271-286
- 359 Pakhomov EA, Perissinotto R, McQuaid CD (1994) Comparative structure of the  
360 macrozooplankton/micronekton communities of the Subtropical and Antarctic Polar  
361 Fronts. Marine ecology progress series Oldendorf 111:155-169
- 362 P  ron C, Delord K, Phillips RA, Charbonnier Y, Marteau C, Louzao M, Weimerskirch H  
363 (2010) Seasonal variation in oceanographic habitat and behaviour of white-chinned  
364 petrels *Procellaria aequinoctialis* from Kerguelen Island. Marine Ecology Progress  
365 Series 416:267-284
- 366 P  tz K (2002) Spatial and temporal variability in the foraging areas of breeding king penguins.  
367 The Condor 104:528-538
- 368 Reid WV (1998) Biodiversity hotspots. Trends in Ecology & Evolution 13:275-280
- 369 Ridoux V (1994) The diets and dietary segregation of seabirds at the subantarctic Crozet  
370 Islands. Marine Ornithology 22:1-192
- 371 Schneider D (1982) Fronts and seabird aggregations in the southeastern Bering Sea. Marine  
372 ecology progress series Oldendorf 10:101-103

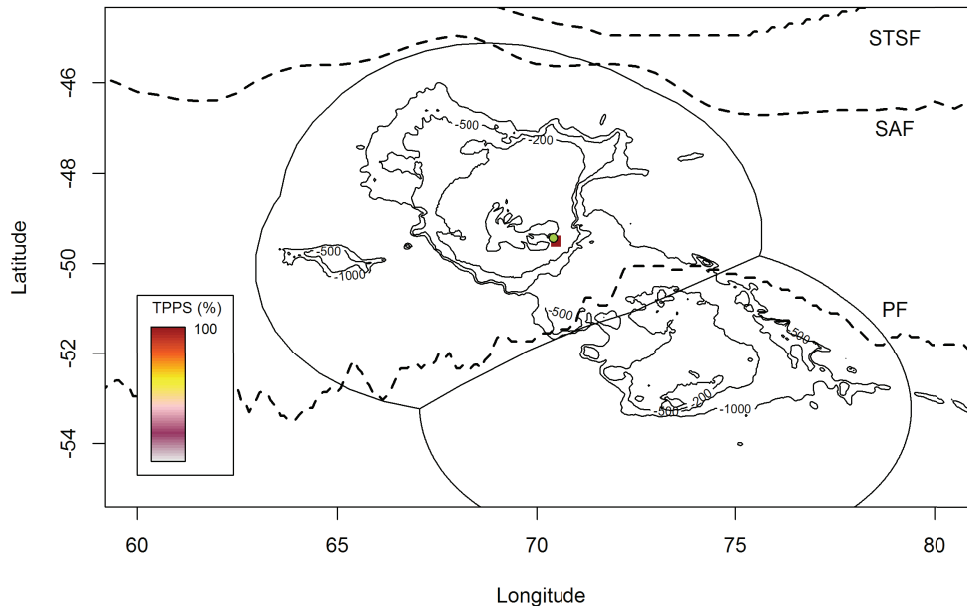
- 373 Weimerskirch H, Bonadonna F, Bailleul Fdr, Mabile Gr, Dell'Omo G, Lipp H-P (2002) GPS  
374 tracking of foraging albatrosses. Science 295:1259-1259  
375 Weimerskirch H, Lys P (2000) Seasonal changes in the provisioning behaviour and mass of  
376 male and female wandering albatrosses in relation to the growth of their chick. Polar  
377 Biology 23:733-744  
378 Worm B, Lotze HK, Myers RA (2003) Predator diversity hotspots in the blue ocean.  
379 Proceedings of the National Academy of Sciences 100:9884-9888  
380  
381





391

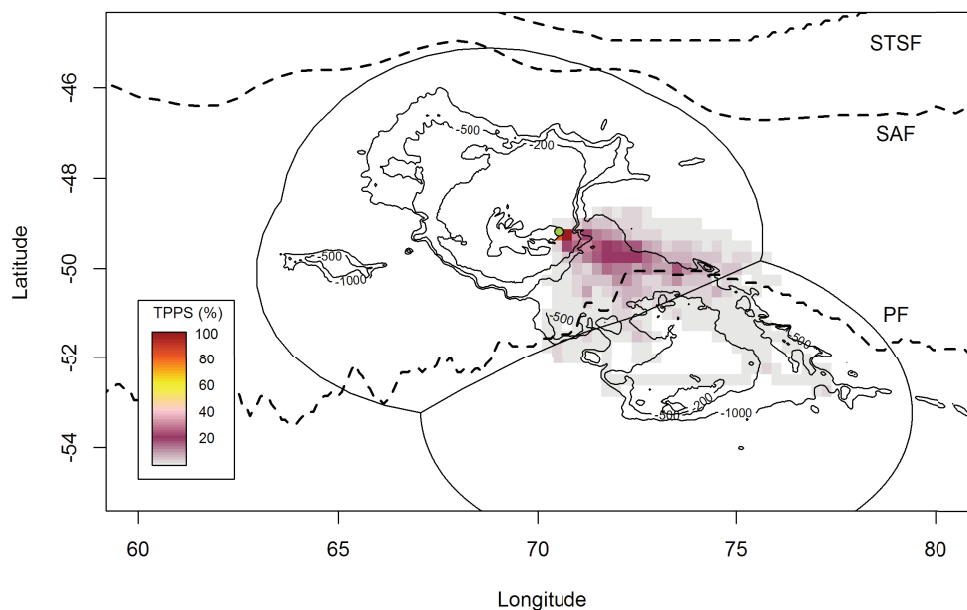
392 Fig.3 Standardised time spent per square from WCPE tracking data from short  
 393 foraging trips. Contours of the Kerguelen Plateau, Colony (green point) and Exclusive  
 394 Economic Zones (solid lines) and Front zones (dashed lines) are represented.



395

396 Fig.4 Standardised time spent per square from KECO tracking data. Contours of the  
 397 Kerguelen Plateau, Colony (green point) and Exclusive Economic Zones (solid lines)  
 398 and Front zones (dashed lines) are represented.

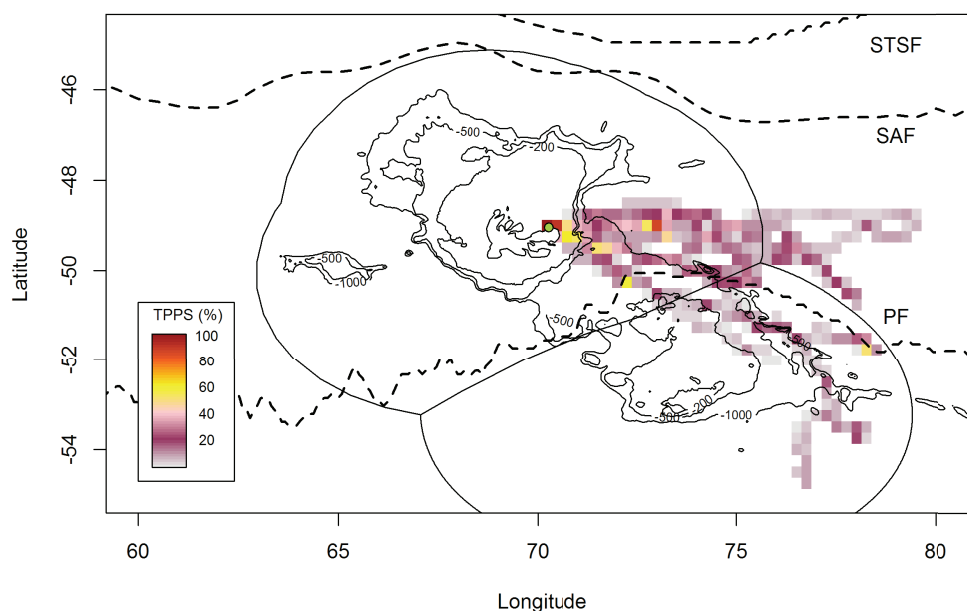




399

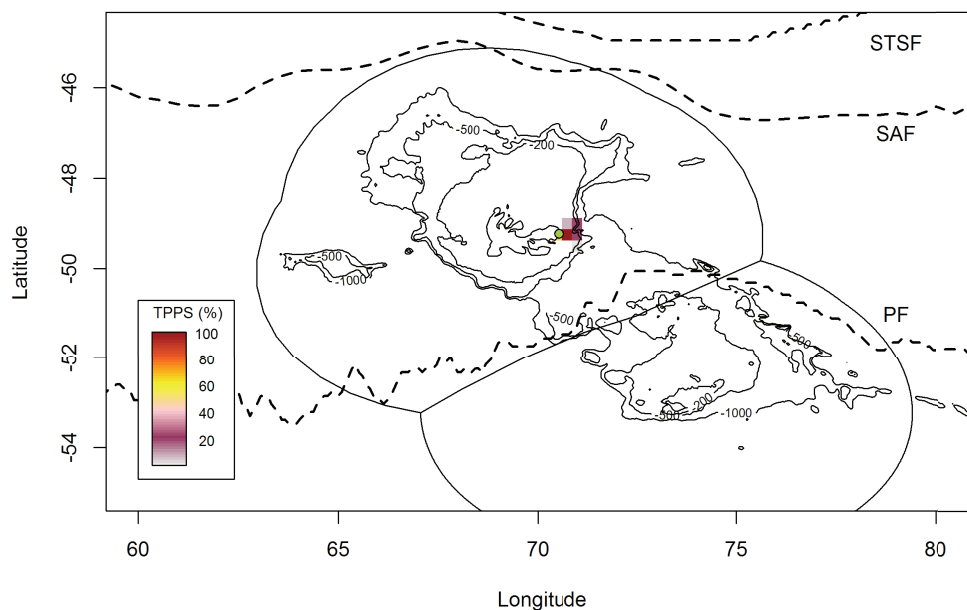
400 Fig.5 Standardised time spent per square from Kipe tracking data. Contours of the  
 401 Kerguelen Plateau, Colony (green point) and Exclusive Economic Zones (solid lines)  
 402 and Front zones (dashed lines) are represented.

403

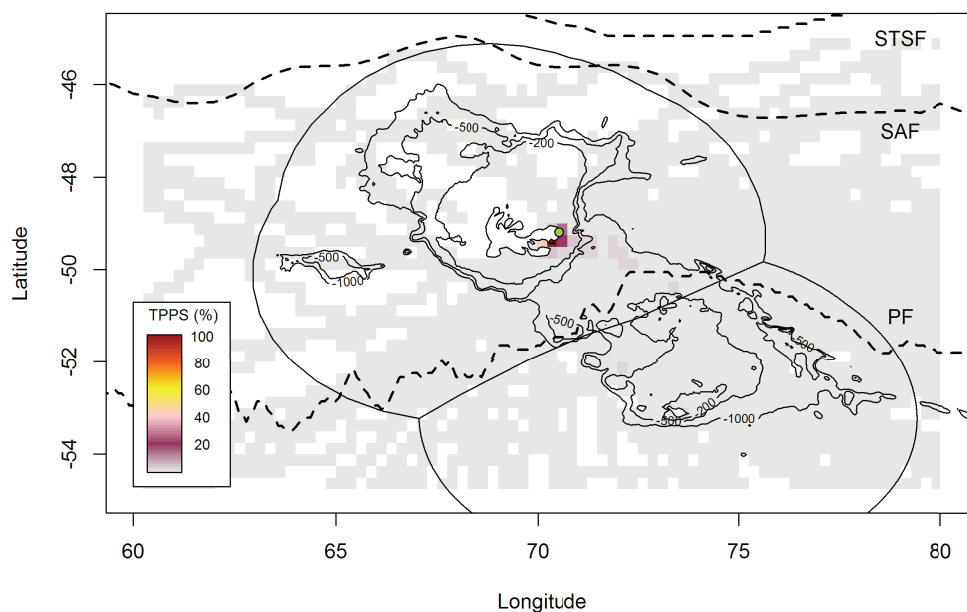


404

405 Fig.6 Standardised time spent per square from MAPE tracking data. Contours of the  
 406 Kerguelen Plateau, Colony (green point) and Exclusive Economic Zones (solid lines)  
 407 and Front zones (dashed lines) are represented.

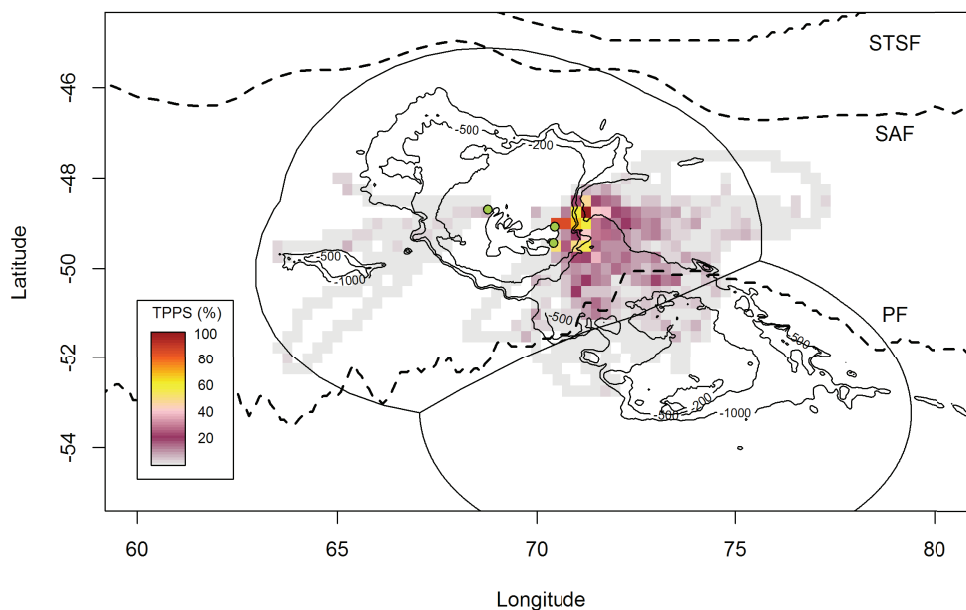


408  
 409 Fig.7 Standardised time spent per square from GEPE tracking data. Contours of the  
 410 Kerguelen Plateau, Colony (green point) and Exclusive Economic Zones (solid lines)  
 411 and Front zones (dashed lines) are represented.

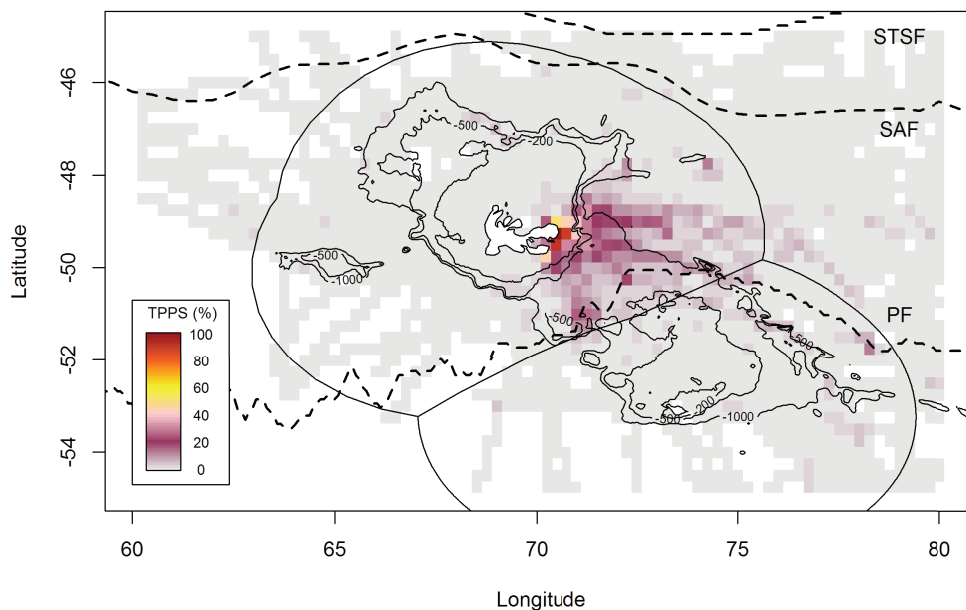


412  
 413 Fig.8 Standardised time spent per square from SESE tracking data. Contours of the  
 414 Kerguelen Plateau, Colony (green point) and Exclusive Economic Zones (solid lines)  
 415 and Front zones (dashed lines) are represented.

416



417  
 418 Fig.9 Standardised time spent per square from SAFS tracking data. Contours of the  
 419 Kerguelen Plateau, Colonies (green point) and Exclusive Economic Zones (solid  
 420 lines) and Front zones (dashed lines) are represented.



421  
 422 Fig.10 Sum of the standardised time spent per square from all species tracking data.  
 423 Contours of the Kerguelen Plateau, Exclusive Economic Zones (solid lines) and Front  
 424 zones (dashed lines) are represented

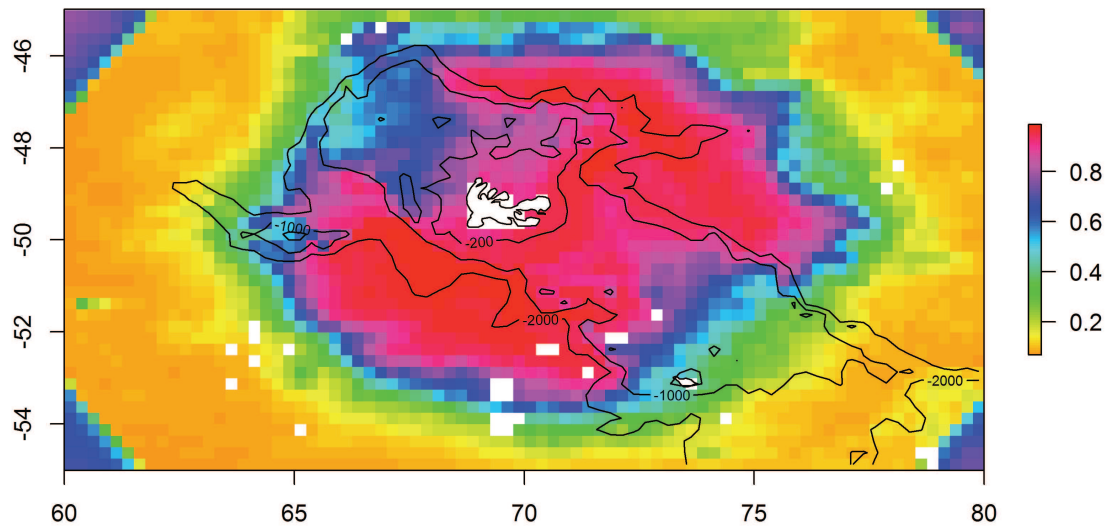


Fig 11 Predicted presence probability for BBAL. Contours of the Kerguelen Plateau are represented.

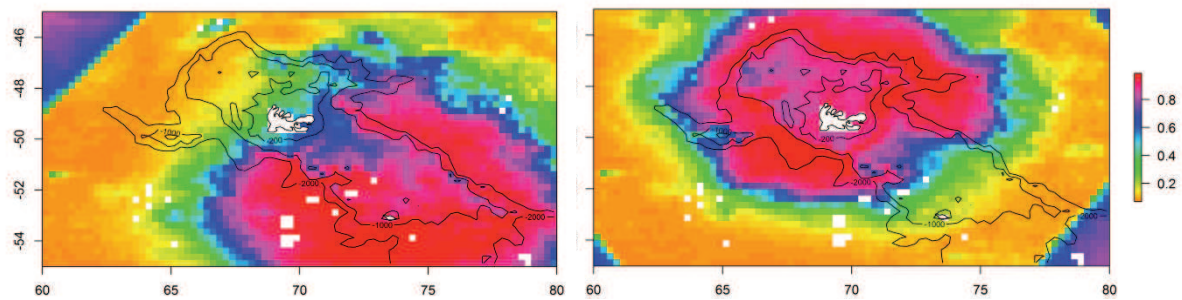
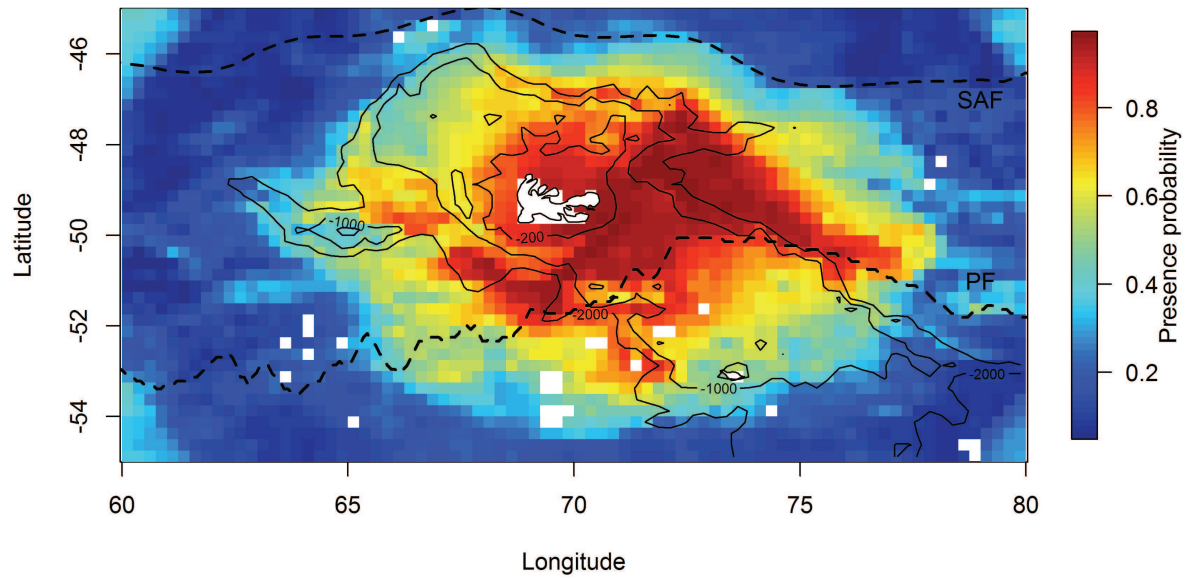


Fig 12. Predicted presence probability for BBAL from A) Cap Français colony and B) Heard Island colony. Contours of the Kerguelen Plateau are represented.



434

435 Fig.13 Sum of the predicted presence probabilities for 4 species (BBAL, WAAL, KIPE,  
436 SAFS). Contours of the Kerguelen Plateau and Front zones (dashed lines) are  
437 represented.





Supplementary Information for:

### **Distribution of the top predator community around Kerguelen archipelago**

Laurie Thiers<sup>a</sup>, Karine Delord<sup>a</sup>, Charles-André Bost<sup>a</sup>, Christophe Guinet<sup>a</sup>, Henri Weimerskirch<sup>a</sup>

<sup>a</sup> Centre d'Études Biologiques de Chizé, Centre National de la Recherche Scientifique, 79360 Villiers en Bois, France

\* Corresponding author: Centre d'Études Biologiques de Chizé, Centre National de la Recherche Scientifique, 79360 Villiers en Bois, France. E-mail: thiers@cebc.cnrs.fr

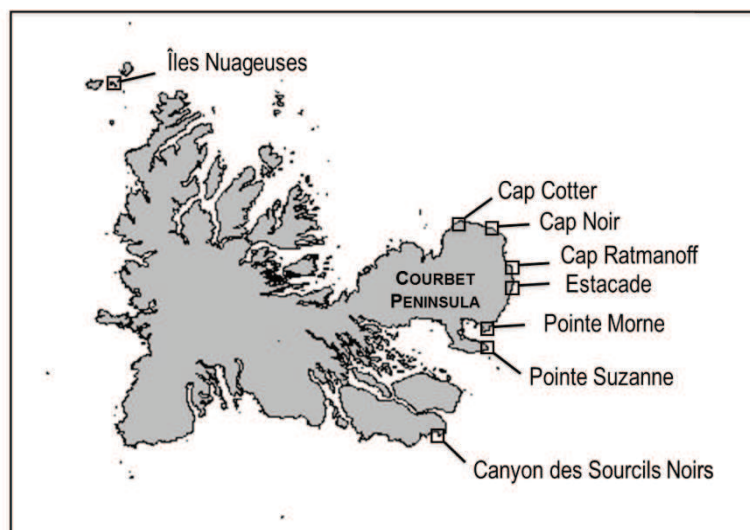


Fig S1. Map of the colonies from where individuals of all nine species were tracked.

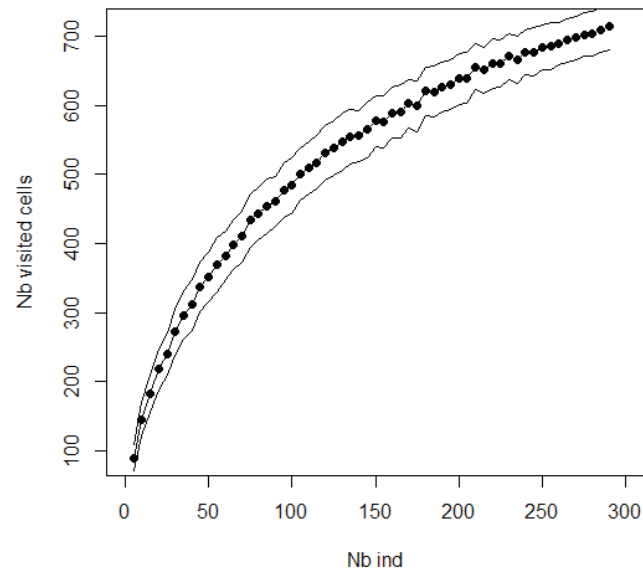


Fig. S2. Number of cells visited by BBAL according to the number of individuals considered. Mean  $\pm$  95% confidence interval.

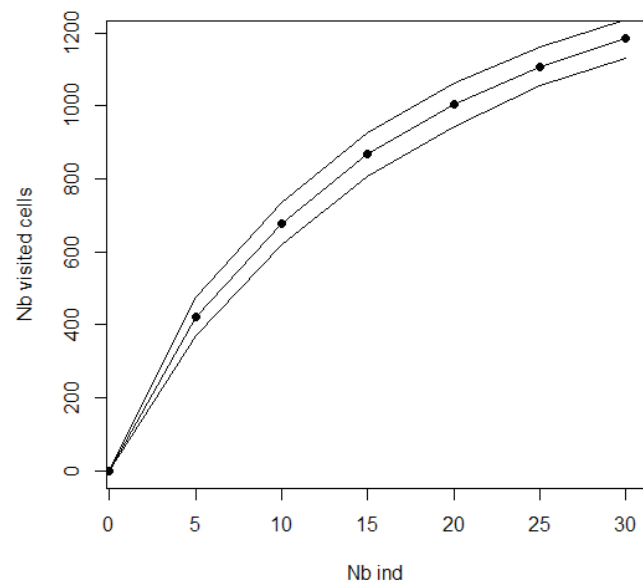


Fig. S3. Number of cells visited by WAAL according to the number of individuals considered. Mean  $\pm$  95% confidence interval.

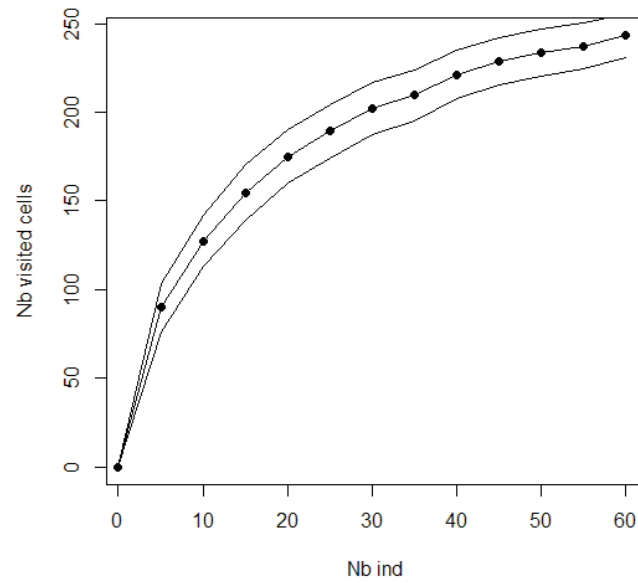


Fig. S4. Number of cells visited by KIPE according to the number of individuals considered. Mean  $\pm$  95% confidence interval.

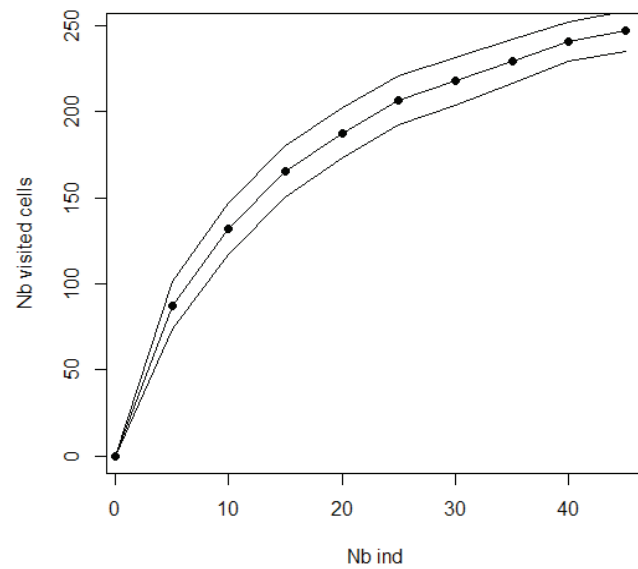


Fig. S5. Number of cells visited by SAFS according to the number of individuals considered. Mean  $\pm$  95% confidence interval.

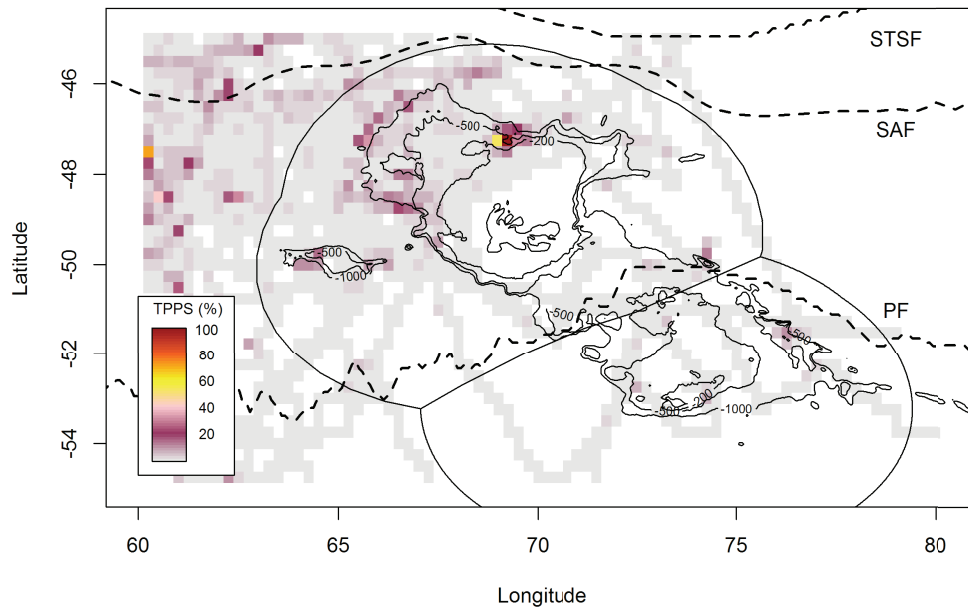


Fig. S6. Standardised time spent per square for WAAL tracked from Crozet archipelago. Contours of the Kerguelen Plateau, Colonies (green point) and Exclusive Economic Zones (solid lines) and Front zones (dashed lines) are represented

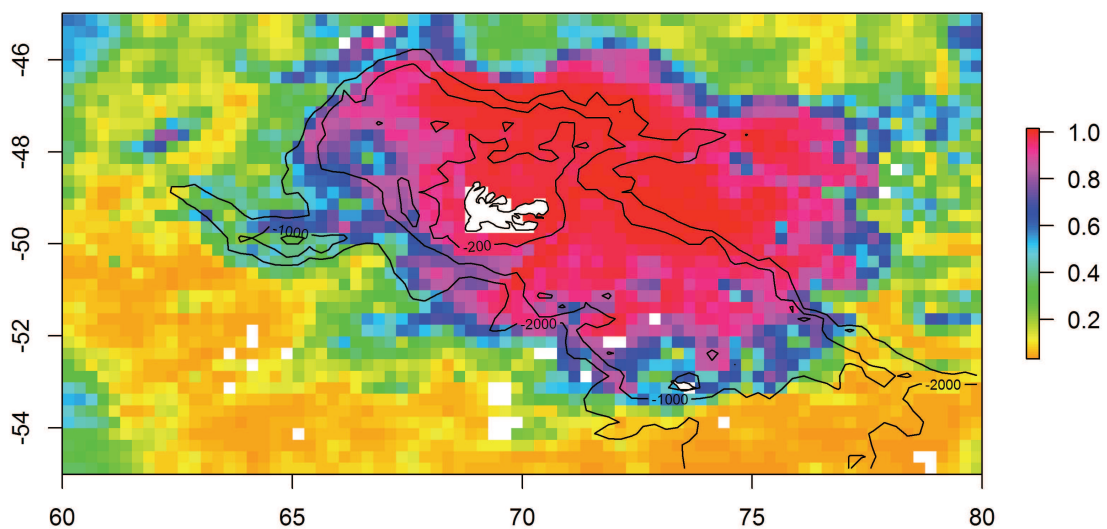


Fig S7. Predicted presence probability for WAAL. Contours of the Kerguelen Plateau and Front zones (dashed lines) are represented



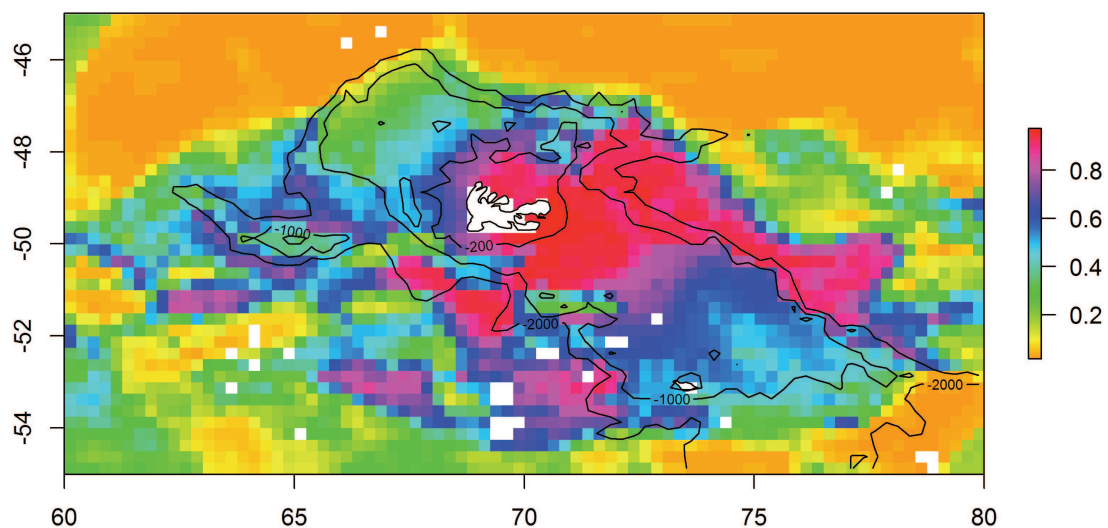


Fig S8. Predicted presence probability for KPIPE. Contours of the Kerguelen Plateau and Front zones (dashed lines) are represented

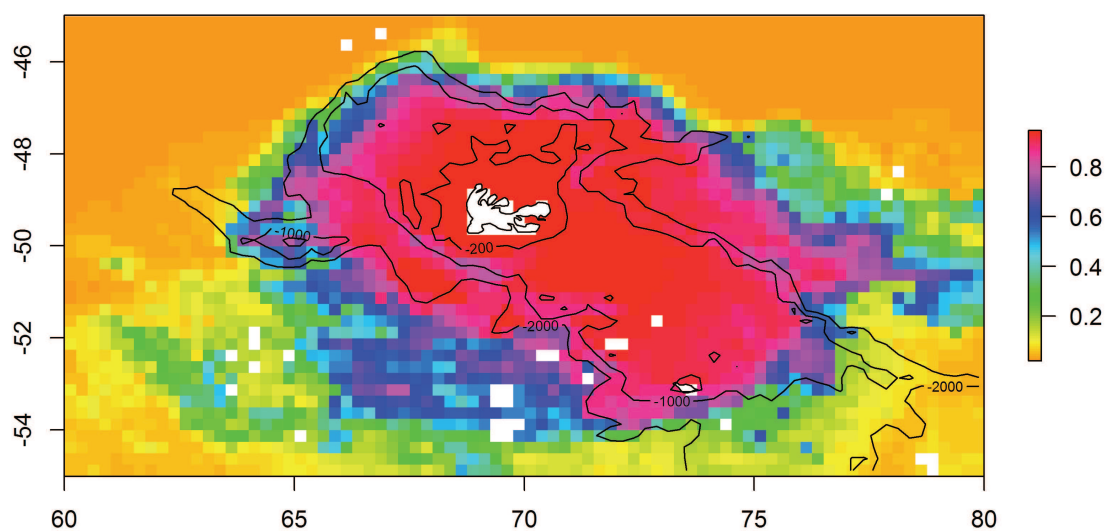


Fig S9. Predicted presence probability for SAFS. Contours of the Kerguelen Plateau and Front zones (dashed lines) are represented



## RESEARCH ARTICLE

# Combining Methods to Describe Important Marine Habitats for Top Predators: Application to Identify Biological Hotspots in Tropical Waters

Laurie Thiers<sup>1\*</sup>, Maite Louzao<sup>2a</sup>, Vincent Ridoux<sup>1,3</sup>, Matthieu Le Corre<sup>4</sup>, Sébastien Jaquemet<sup>4</sup>, Henri Weimerskirch<sup>1</sup>



## OPEN ACCESS

**Citation:** Thiers L, Louzao M, Ridoux V, Le Corre M, Jaquemet S, et al. (2014) Combining Methods to Describe Important Marine Habitats for Top Predators: Application to Identify Biological Hotspots in Tropical Waters. PLoS ONE 9(12): e115057. doi:10.1371/journal.pone.0115057

**Editor:** Vincent Laudet, Ecole Normale Supérieure de Lyon, France

**Received:** June 24, 2014

**Accepted:** November 14, 2014

**Published:** December 10, 2014

**Copyright:** © 2014 Thiers et al. This is an open-access article distributed under the terms of the [Creative Commons Attribution License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

**Data Availability:** The authors confirm that all data underlying the findings are fully available without restriction. All relevant data have been deposited to Figshare (DOI: 10.6084/m9.figshare.1246215).

**Funding:** This study was funded partly by Programme FREGATES (Appel d'Offre Eparses CNRS-INEE, TAAF). Laurie Thiers was funded by Conseil Régional Poitou Charentes and Fondation prince Albert 2 de Monaco. Maite Louzao was funded by a Juan de la Cierva post-doctoral contract (JCI-2010-07639, Ministerio de Ciencia e Innovación) and a Marie Curie Career Integration Grant (PCIG09-GA-2011-293774). The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

**Competing Interests:** The authors have declared that no competing interests exist.

1. Centre d'Études Biologiques de Chizé, Station d'Ecologie de Chizé-La Rochelle UMR 7372, Centre National de la Recherche Scientifique, 79360, Villiers en Bois, France, 2. Instituto Español de Oceanografía, CO Xixón, Camín de l'Arbeyal s/n, 33212, Xixón, Spain, 3. Observatoire PELAGIS, CNRS, Université de La Rochelle UMS 3462, 5 allée de l'Océan, 17000, La Rochelle, France, 4. Université de la Réunion, Laboratoire ECOMAR (FRE 3560 CNRS), Avenue René Cassin, CS 92003 97744, Saint Denis Cedex 9, Ile de la Réunion, France

\*[thiers@cebc.cnrs.fr](mailto:thiers@cebc.cnrs.fr)

□ Current address: AZTI Fundazioa, Herrera Kaia, Portualdea z/g, E-20110 Pasaia, Spain.

## Abstract

In tropical waters resources are usually scarce and patchy, and predatory species generally show specific adaptations for foraging. Tropical seabirds often forage in association with sub-surface predators that create feeding opportunities by bringing prey close to the surface, and the birds often aggregate in large multispecific flocks. Here we hypothesize that frigatebirds, a tropical seabird adapted to foraging with low energetic costs, could be a good predictor of the distribution of their associated predatory species, including other seabirds (e.g. boobies, terns) and subsurface predators (e.g., dolphins, tunas). To test this hypothesis, we compared distribution patterns of marine predators in the Mozambique Channel based on a long-term dataset of both vessel- and aerial surveys, as well as tracking data of frigatebirds. By developing species distribution models (SDMs), we identified key marine areas for tropical predators in relation to contemporaneous oceanographic features to investigate multi-species spatial overlap areas and identify predator hotspots in the Mozambique Channel. SDMs reasonably matched observed patterns and both static (e.g. bathymetry) and dynamic (e.g. Chlorophyll a concentration and sea surface temperature) factors were important explaining predator distribution patterns. We found that the distribution of frigatebirds included the distributions of the associated species. The central part of the channel appeared to be the best habitat for the four groups of species considered in this study (frigatebirds, brown terns, boobies and sub-surface predators).



## Introduction

Determining hotspots of biodiversity is common approach for setting conservation priorities [1]. Species belonging to the higher trophic levels play a key role in ecosystem functioning [2] and they are generally considered as good indicators of resources, especially in marine environments [3]. Thus, the delineation of predator distribution is a suitable way of identifying hotspots, based on the assumption that predator assemblages will concentrate in areas where other species of lower trophic levels concentrate [4].

This is particularly the case for seabirds, which range over wide areas while concentrating for foraging on specific oceanographic features with enhanced availability of resources. Seabirds are easy to observe as they spend little time submerged [5] and are easy to monitor thanks to their land-based breeding, which facilitates monitoring of population abundance and the study of their at-sea distribution. Moreover, they are highly sensitive components of marine ecosystems and consequently major system shifts are reflected in their population dynamics [6]. So far, most studies using seabirds as indicators of biodiversity hotspots have been carried out in polar or temperate waters [7,8,9]. However, recent studies have begun to provide much needed knowledge from tropical regions [10,11].

In tropical waters, resources are scarce and patchy compared to colder waters, so seabirds are not uniformly distributed in their environment [12] and many seabird species rely on sub-surface predators since these drive prey to the surface where seabirds can catch the prey more easily [13,14]. Thus, interaction with sub-surface predators such as tuna and dolphins represent a major opportunity for seabirds to obtain food [12]. Some species are even near-obligate commensals of tunas [14]. This peculiar foraging strategy leads to large multispecific flocks of marine predators which are localised and ephemeral [13,15].

Frigatebirds show extreme examples of this foraging strategy, since they never touch the sea surface, yet they rely entirely on marine resources [16]; they show this behaviour in both the tropical Pacific and Indian Oceans. Recent evidence highlights that frigatebirds associate to various oceanographic processes such as frontal zones between cyclonic and anticyclonic mesoscale eddies in the Mozambique Channel [16,17] that will likely provide feeding opportunities. These highly dynamic frontal features are known to advect passive lower level organisms [18] and thus aggregate mobile predators [19,20,21]. Based on this evidence, we hypothesised that frigatebird distribution mirrors other marine predator distribution in the Mozambique Channel, and the underlying physical oceanographic processes and prey distribution.

Several methods are used to determine marine predator distribution at sea. Vessel-based and aerial surveys are classical methods which have been used over decades to determine species distribution [22,23,24,25,26]. They present the advantage of allowing systematic survey over various temporal and spatial scales, but the disadvantage of being costly. More recently, biologging data have been used to determine the distribution of top predators [27]. In conservation studies,

the use of tracking data or vessel-based surveys is widespread, and locations or densities of observations are commonly used to determine important areas for the animals. In addition, species distribution models using observational or telemetric data are useful tools to develop conservation plans [28], especially in environments that are not spatially and temporally homogenous.

The purpose of this study is to examine to what extent frigatebird distribution can be considered as a good indicator of diversity hotspots in tropical environments. For that, we developed species distribution models to identify key marine areas for tropical predators in relation to contemporaneous oceanographic conditions in the Mozambique Channel. In a first step, we assessed frigatebird distribution by combining data collected using various approaches, tracking technologies and classical aerial and at-sea surveys. Second, we compare the predictions of the distributions of frigatebirds and other seabirds typically constituting multispecific feeding flocks, such as sooty terns and boobies [29]. Third, we analysed the distribution of sub-surface predators such as tuna and dolphins in relation to seabird distribution [13, 14] to examine the spatial distribution of all four groups in the Mozambique Channel (frigatebirds, terns, boobies and sub-surface predators). For this purpose we determined the important marine areas for these taxa and created a map of high use areas from the outputs of the predictive models, allowing us to investigate the proportion of overlap between the distributions of the study taxa. Our study addressed the issue of determining if several sources of data and statistical processing are complementary in determining important areas at sea for top predators.

## Methods

### Predator distribution data

#### Ethics Statement

Ethical aspects of the study were approved by the *Préfet* of the *Terres Australes et Antarctiques Françaises* (TAAFs). All birds were handled and equipped in accordance with the ethics committee of TAAFs.

#### Tracking data

Tracking was carried out from Europa Island (22.3° S, 40.3° E), Mozambique Channel, SW Indian Ocean. Europa is the only breeding ground of frigatebirds (Great frigatebirds, *Fregata minor* and Lesser frigatebirds, *Fregata ariel*) in the Mozambique Channel [30]. Breeding frigatebirds were captured at nest and equipped with Platform Terminal Transmitters (PTT) during two seasons: 8 birds (Great frigatebirds - 2 males, 6 females) between August and October 2003 (see [16]) and 12 birds (6 Lesser frigatebirds - 2 males, 4 females - and 6 Great frigatebirds - 3 males, 3 females) between September 2011 and June 2012. Global Positioning System (GPS) loggers were also deployed on 10 birds (Great frigatebirds) between September and October 2008 (see [10]). [Methods](#) of attachment for PTTs and GPS were similar to those described in Weimerskirch et



al [16]. The data for the two species and two sexes were pooled since there was no significant difference in range or distribution (unpublished data).

Tracking data were cleaned with an iterative backwards/forward speed filter routine by removing those unrealistic positions [31] with flight speeds higher than  $65 \text{ km h}^{-1}$  [32]. When tracking extended beyond the breeding period, foraging trips were divided between breeding and non-breeding periods. We considered a non-breeding trip when frigatebirds has no more central foraging behavior (i.e., no longer returning to the colony and moved to other areas). In order to obtain data with similar location frequency, GPS data for 2008 were randomly resampled at the mean frequency of ARGOS PTT, i.e. on average 1.57 h.

Kernel density distribution maps were generated from filtered locations of tracked frigatebirds using the kernelUD function from “adehabitat” package [33]. 95%, 75%, 50% and 25% density contours were represented for both breeding and non-breeding birds with a smoothing parameter of 0.5.

#### Vessel-based survey

Vessel-based surveys were conducted from 2002 to 2010 in different areas of the Mozambique Channel (more details in [34]). Seabirds and marine mammals were counted continuously along band transects at each side of the vessel, following Tasker (1984). For the surveys, 500 m wide bands were used instead of the traditional 300 m because of the lower bird density generally encountered in tropical waters. Distance from the vessel was estimated by using the radar of the vessel. Transects were then divided into 10 min bins with homogenous weather conditions and constant vessel speed (10 knots). See Jaquemet [34] for details of the method.

#### Aerial surveys

An aerial survey was conducted in December 2009 in the northern Mozambique Channel as part of the REMMOA survey [11]. Two aircraft with bubble windows were used to fly over previously defined, systematic line transects. The pilots aimed to maintain constant speed and altitude throughout the survey (90–95 knots, i.e.  $167\text{--}176 \text{ km.h}^{-1}$ , and 183 m). One observer on each side used strip transects to count seabirds continuously in 500 m width bands, and marine mammals were counted over 200 m width bands as in Mannocci et al. [11].

#### Environmental variables

Environmental variables were selected on the basis of their biological significance and the availability of data. Monthly composite environmental variables were downloaded from NOAA Coastwatch satellite (<http://coastwatch.pfeg.noaa.gov/erddap/griddap/index.html>) and aggregated on a  $0.25^\circ$  cell grid. We chose to use variables at a monthly scale instead of a finer temporal scale (e.g. weekly) to identify persistent areas, which could be used in memory-based foraging strategies [35]. Since frigatebirds are known from tracking studies to associate strongly with sub-mesoscale structures produced by mesoscale eddies [10, 16, 36], we tested the

contribution of sea level anomalies to explain frigatebird distribution patterns at both weekly and monthly scales. Since these two temporal scales did not differ significantly in the obtained estimate values (Two-sample z-test,  $z = -1.45$ ,  $p$  value = 0.148), a monthly scale was used for consistency between all variables tested in this study. Both dynamic variables, as Chlorophyll *a* concentration (Chloa,  $\text{mg.m}^{-3}$ ), sea surface temperature (SST,  $^{\circ}\text{C}$ ) and sea level anomaly (SLA, cm), and static ones as distance to the main colony (DCol, km) and bathymetry (Bathy, m) were retained as potential explicative variables of species distribution models (Table 1). We also included gradients of chlorophyll *a* concentration (Chloa\_grad), SST (SST\_grad), SLA (SLA\_grad) and bathymetry (Bathy\_grad), calculated with the slope function of the SDMTTools package [37].

### Species distribution models

Species distribution models (SDMs) were developed separately for frigatebirds according to observational method (tracking data and vessel-based surveys). In addition, SDMs were also developed for associated seabird species (e.g., brown terns, boobies) and sub-surface predators (e.g., delphinidae and tunas).

### Data processing

To compare SDM outputs, we first needed to standardise disparate datasets such as tracking, vessel- and aerial-based surveys (Louzao et al 2009). We selected the spatial resolution based on the coarsest scale of all datasets (corresponding to  $0.25^{\circ}$  of sea level anomaly). We therefore constructed a standard grid covering the Mozambique Channel (limited to the spatial extent of tracking and vessel-based surveys) with a spatial scale of  $0.25^{\circ}$ . Predator and environmental data were aggregated over this standard grid with a temporal resolution of 1 month.

For tracking data of breeding birds, filtered locations of each foraging trip were assigned on corresponding cells of the standard grid and time spent per unit area was used to define presence cells. Since these types of data provide only presence records, we generated pseudo-absence data for frigatebird tracks. For each foraging trip, we estimated the number of presence cells and we generated an equal number of pseudo-absences in cells that were not crossed by the bird with a limit of 1000 km from the colony (i.e., according to the mean maximum range of breeding birds).

For vessel-based surveys, we used only data collected between September and December to match the temporal coverage of frigatebird tracking data which corresponds to the incubation and early chick rearing period on Europa [38]. For the focal species, frigatebirds, observations were composed of both Great *Fregata minor* and Lesser *Fregata ariel* frigatebirds. The brown tern community in the Mozambique Channel is composed mainly of sooty terns [34]. The two different species of boobies considered here were the red-footed booby (*Sula sula*) and the masked booby (*Sula dactylatra*), the former being the most abundant in the Mozambique Channel. Delphinidae and tunas are well known for their common feeding ecology and the presumed association of foraging frigatebirds with those



**Table 1.** Summary of the environmental variables for used for developing habitat models in these tropical waters, as well as their oceanographic interpretation.

Variables	Oceanographic interpretation	Source	URL
Chloa (mg m <sup>-3</sup> )	Proxy of primary production	MODIS	<a href="http://coastwatch.pfeg.noaa.gov/erddap/griddap/erdMHchlamday.html">http://coastwatch.pfeg.noaa.gov/erddap/griddap/erdMHchlamday.html</a>
Chloa_grad	Variability in Chloa distribution		
SST (°C)	Water mass distribution	MODIS	<a href="http://coastwatch.pfeg.noaa.gov/erddap/griddap/erdMHsstnmday.html">http://coastwatch.pfeg.noaa.gov/erddap/griddap/erdMHsstnmday.html</a>
SST_grad	Proxy of water mass fronts		
SLA (cm)	Geostrophic structures (Eddies)	AVISO	<a href="http://atoll-motu.aviso.oceanobs.com/?action=listproductmetadata&amp;service=AvisoDT&amp;product=dataset-duacs-dt-upd-global-merged-msla-h.html">http://atoll-motu.aviso.oceanobs.com/?action=listproductmetadata&amp;service=AvisoDT&amp;product=dataset-duacs-dt-upd-global-merged-msla-h.html</a>
SLA_grad	Eddies fronts		
Bathy (m)	Coastal and pelagic habitats	ETOP-O	<a href="http://coastwatch.pfeg.noaa.gov/erddap/griddap/etopo180.html">http://coastwatch.pfeg.noaa.gov/erddap/griddap/etopo180.html</a>
Bathy_grad	Topographic features		
Dcol (km)	Distance to the colony		

Dynamic variables included Chlorophyll *a* concentration (Chloa), sea surface temperature (SST), sea level anomaly (SLA) and their spatial gradients (grad). Static variables included distance to the colony (DCol), bathymetry (Bathy) and its spatial gradient.

doi:10.1371/journal.pone.0115057.t001

sub-surface predators [14, 29]. As a consequence, we pooled all taxa of sub-surface predators in one unique group: individuals of the genera *Stenella*, *Tursiops*, *Delphinus* and *Peponocephala*, as well as tuna schools.

Seabird and marine mammal numbers were aggregated over the grid with standard 0.25° cell, according to month and year. For visualisation purposes, we estimated predator density according to the observation effort in each 0.25° cell (number of animals per km<sup>2</sup>). Densities were re-coded into a binary presence/absence variable, indicative of whether at least 1 individual was recorded within a given 0.25° cell. For aerial surveys, we applied the same procedure for the unique month of sampling.

Finally, contemporaneous environmental variables were then extracted for presence and absence data according to month and year.

### Model development

Species distribution models were developed within the Information Theoretic approach to identify those environmental variables that better describe distribution patterns of tropical predators [39, 40, 41, 42]. To understand the presence and absence of predators, we developed logistic regressions. We used Generalized Linear Mixed Models (GLMMs) to account for individual or campaign effects by incorporating a random term in the models. Models were fitted with a binomial distribution using the glmmML function from the glmmML package within the R environment [37]. For tracking data, SDMs were developed for breeding birds only.

Prior to modelling, environmental variables were normalized (i.e., a mean of 0 and an SD of 1 due to differing ranges of variables) to allow comparison of their relative influence on SDMs. Co-linearity between environmental variables was checked using Spearman rank correlation. For each pair of correlated variables ( $r > 0.6$ ), only the most informative one was kept for analysis (i.e., the variable with the lowest Akaike Information Criteria, AIC, value). Based on this preliminary screening, we removed Chloa\_grad in the case of tracking data and vessel-based surveys, except for sub-surface predators for which we removed Chloa and not considered DCol. In addition, we performed an exploratory analysis with univariate models to consider the importance of linear and non-linear (quadratic) effects of environmental variables on the presence and absence of predators. Neither types of effect differed significantly in the AIC value of the model (less than 2 points), we therefore chose to include the simplest effects in further analyses.

#### Model selection strategy

Models were built for all possible linear combination of ‘non-correlated’ explanatory variables and no interaction terms were included. The resultant models were then ranked according to their AIC value. In addition, we calculated the Akaike weight ( $A_w$ ) for each model, which represents the relative likelihood of candidate models [43]. When the  $A_w$  of the model with lowest AIC was below 0.90, a model averaging procedure was used to account for model uncertainty [44]. To obtain average models, we first identified the 95% confidence set of models when the cumulative sum of  $A_w$  values was  $> 0.95$ . Then averaged estimates were calculated using the estimates of the 95% confidence set of model weighted by their  $A_w$  [44]. Linear predictors were calculated using intercept and coefficients of the average models, and the presence probability ( $P_r$ ) was calculated following Louzao et al. [42]:

$$Pr = e^{LP_X} (1 - e^{LP})^{-1}$$

#### Model evaluation

The model evaluation phase is a crucial step in estimating the predictive performance of SDMs to ensure that model predictions are transferable and generalizable [45]. We used the area under the curve (AUC) to evaluate the predictive performance of SDMs (AUC  $> 0.9$ , excellent; from 0.9 to 0.8, good; from 0.8 to 0.7, moderate; from 0.7 to 0.6, poor; and from 0.6 to 0.50, unsuccessful) [46]. In addition, there is wide consensus that SDMs should be validated using independent data sets to avoid over-fitting data or over-rating model performance [45]. We applied a cross-validation procedure to assess the predictive performance of the averaged model resulting from the Information-Theoretic Approach using independent test datasets. Models within the 95% confidence set were fitted to 70% randomly selected observations on the test dataset and tested on the remaining 30% estimating the AUC value in both



cases. This process was repeated 1000 times and the predictive performance of predators models were assessed based on AUC scores (mean, upper and lower 95% confidence interval) (McAlpine et al. 2008). The averaged SDMs were transferable and generalizable when the lower 95% CI limit did not include the 0.5 value. Thus, we could conclude that SDMs predictions could be used to predict beyond training dataset and draw reliable predictions on species distribution.

In the case of tracking without DCol term, the independent dataset was composed by non-breeding frigatebird tracking data from 2011. Whether both breeding and non-breeding distribution provided similar modelling outputs, we could assume that both population components exploit similar foraging habitats. Regarding vessel-based surveys, we built the 95% confidence set of models with data from 2002, 2005 and 2007 and the independent dataset was composed by data from 2008 and 2009 surveys.

### Spatial patterns of predictions

We mapped the predicted spatial distribution of frigatebirds (tracking data {TD} and vessel-based surveys {VBS}), terns (VBS), boobies (VBS) and sub-surface predator (VBS). Dynamic environmental variables were extracted yearly for each month (September-December) from 2002 to 2011 covering the study temporal window. Then, predictions were obtained by applying the 95% confidence set of models to predict presence probability of tropical predators. The 10-years predictions were averaged for each month and the standard deviation (SD) was used as an index of habitat stability (low and high SD representing stable and unstable habitats, respectively) [41].

### Spatial overlap of tropical predators

We were interested in analysing the spatial overlap of all four taxa in the Mozambique Channel. For this purpose we determined the important marine areas for these taxa to produce a map of High Use Area using vessel-based predictive models. For each average model, we estimated the ROC parameters (Receiver Operator Curve) of sensibility (percentage of presences correctly predicted) and specificity (percentage of absences correctly predicted) [47]. Then, we estimated the probability threshold ( $P_{th}$ ) at which sensibility and specificity were maximised (S1 Table). Cells with values higher than  $P_{th}$  were considered as suitable, whereas the opposite identified unsuitable cells. For each year of the study period, continuous surface probabilities from the seasonal mean (September to December) were recoded into the binary output of suitable and non-suitable to identify key marine areas for each species. We summed up for how many species a cell was suitable developing an overlap index ranging from 0 (suitable for 0 taxa) to 4 (suitable for all taxa). Finally, a map of this average suitability index was generated. Using this overlap index, we investigated the proportion of overlap between the distributions of the four study groups. Spatial overlap was calculated for each pair of taxa by dividing cells where both taxa were present by the sum of



cells where these taxa were present following [48], for each year of the study period.

## Results

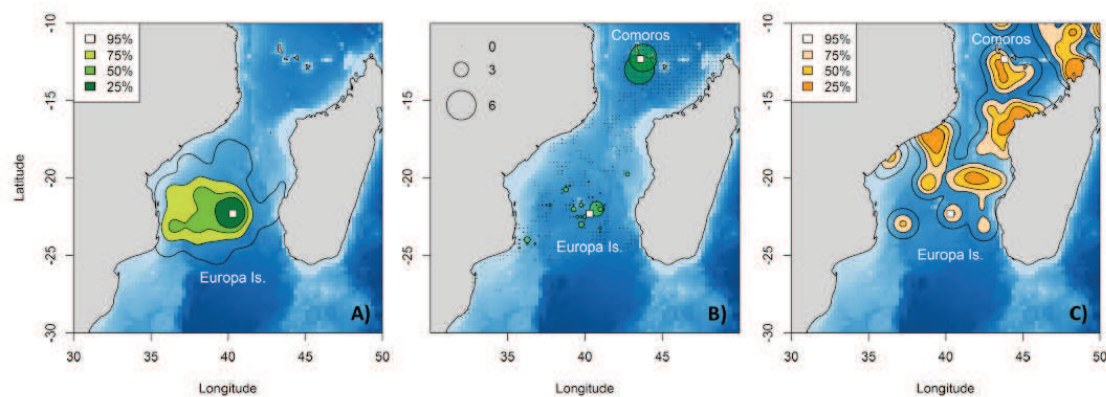
### The spatial distribution of frigatebirds

Frigatebirds used most of the Mozambique Channel (MC) with two main concentration areas: around Europa Island and Comoros (S1 Figure). Breeding frigatebirds mainly concentrated around Europa where they nest with a westward extension of their foraging range shown by both tracking and vessel-based surveys (Fig. 1a and 1b). Although non-breeding frigatebirds dispersed widely in the Mozambique Channel they tended to favour coastal areas both along Madagascar and Mozambique (Fig. 1c). In the northern MC, the marine areas around the Comoros archipelago were used heavily, as indicated by the higher abundances seen on the aerial surveys (Fig. 1b).

Traditionally the distribution of central place foragers has been modeled including distance to the colony as explanatory variable but because of its masking effect on the others selected variables when included in our models (S2 Table), distance to the colony was removed in the tracking-based model.

Regarding modelling output, a model averaging approach was selected over the best single model approach since the model with the lowest AIC value showed an  $A_w$  value of 0.73. The 95% confidence set of models included 2 models (S3 Table). The average model showed a reasonable predictive performance of 0.68. The main environmental variables driving frigatebird distribution patterns, by order of importance (averaged values), were Chloa, SST and Bathy\_grad, with Chloa and Bathy\_grad having a negative effect (Table 2). Suitable habitat for frigatebirds is thus characterized by oceanic zones of the northern Mozambique Channel. Cross-validation procedures for the selected model provided high AUC values both for the training and the tested dataset suggesting that this model could be applied generally. The highest probabilities of presence occurred in the central sector of the MC (north of Europa) and the Comoros (Fig. 2a). Variability of predictions from year to year was extremely low (max: 0.13), with highest values in the southern part of the study area (Fig. 2b).

Regarding the low  $A_w$  value of the better model for frigatebirds developed using vessel-based observations (0.2), we used a model averaging approach with 36 models in the 95% confidence set (S4 Table). The resulting average model included Chloa, SST, SLA, DCol, Bathy, SST\_grad, SLA\_grad and Bathy\_grad. DCol and Bathy were the variables with the main influence, with DCol having a negative effect (Table 2). The AUC value of this model was 0.83, with cross-validation value of training dataset  $0.85 \pm 0.02$  and test dataset  $0.57 \pm 0.07$ . The highest presence probabilities concentrated around Europa Island (Fig. 2c). Model showed low uncertainty (0.15), at the boundaries of the high presence probability area (Fig. 2d). With the aim of making the two model outputs comparable, we also developed a vessel-based model without DCol (S2c Figure,



**Fig. 1.** Frigatebird distribution in the Mozambique Channel collected from different methods. Kernel density contours from analysis of ARGOS locations of (a) breeding frigatebirds during October 2003, 2011 and 2008 and (c) non-breeding frigatebirds during October 2011. White rectangles represent the breeding colony in Europa Island and the wintering ground in the Comoros. Ninety-five percent, 75%, 50% and 25% contours are represented. (b) Density (number of birds.km<sup>-2</sup>) of frigatebirds observations from vessel-based surveys between September and December all years confounded (light green) and from aerial survey in December 2009 (dark green). Zeros represent areas surveyed where no individuals were recorded.

doi:10.1371/journal.pone.0115057.g001

[S5 Table](#)). The AUC value of the model was poor (0.52). Driving parameters were SST and Chloa, Chloa having a negative effect ([S5 Table](#)). The highest probability occurs between Europa and the Comoros, in the central part of the channel.

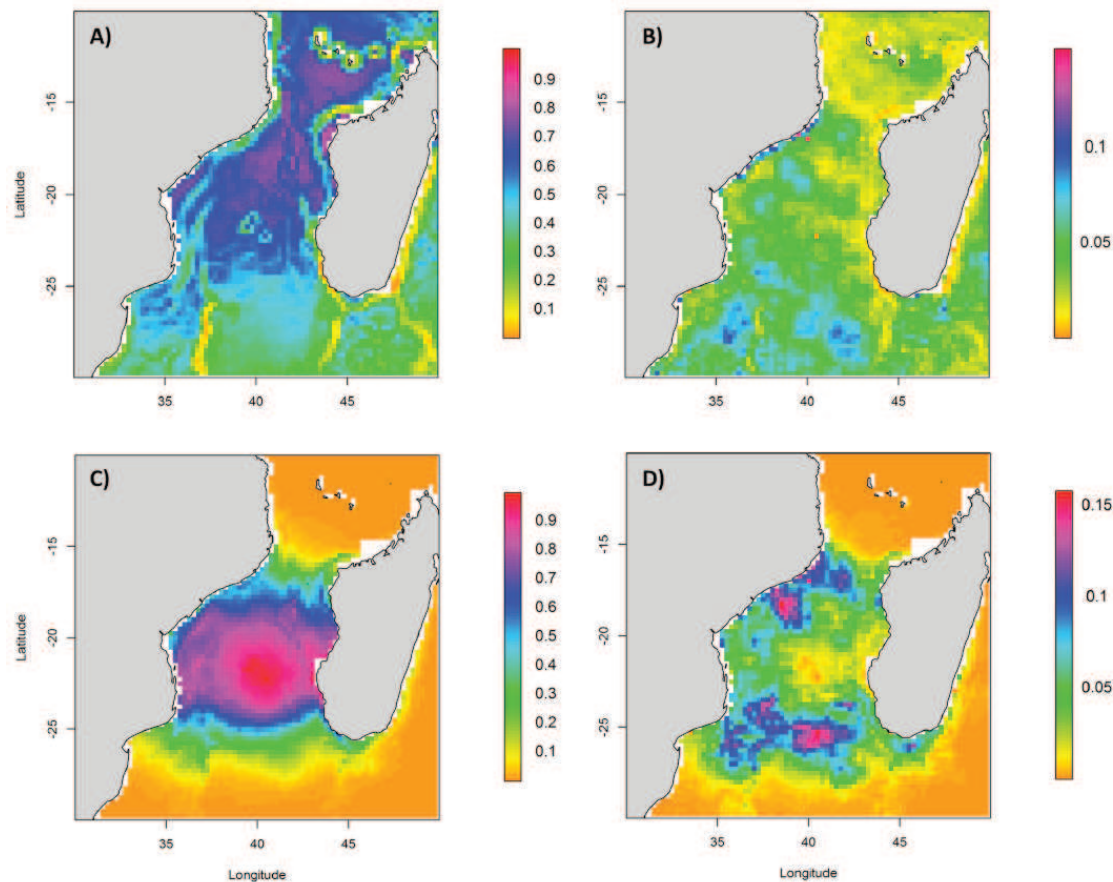
**Table 2.** Summary of the outputs of the average models and C-index cross-validation values.

Studied taxa	Frigatebird	Frigatebird	Boobies	Terns	Sub-surface predators
Data collection approach	Tracking	Vessel	Vessel	Vessel	Vessel
<b>Parameters</b>					
INT	0.24 ± 0.11	-2.79 ± 0.36	-2.27 ± 0.24	1.43 ± 0.16	-1.84 ± 0.21
Chloa	-0.8 ± 0.79	-0.59 ± 0.47	0.32 ± 0.11	0.16 ± 0.08	-
SST	0.61 ± 0.36	0.53 ± 0.28	0.43 ± 0.19	0.13 ± 0.09	0.52 ± 0.27
SLA	-0.22 ± 0.08	-0.31 ± 0.14	-0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.11	-0.11 ± 0.04
Bathy	0.3 ± 0.1	1.11 ± 1.20	0.32 ± 0.11	-0.84 ± 0.88	0.06 ± 0.03
DCol	-	-2.89 ± 8.64	-1.27 ± 1.65	-0.97 ± 1.14	-
Chloa_grad	-	-	-	-	0.12 ± 0.03
SST_grad	-0.02 ± 0.03	-0.26 ± 0.11	0.27 ± 0.08	-0.01 ± 0.11	-0.22 ± 0.08
SLA_grad	0 ± 0	0.1 ± 0.03	-0.51 ± 0.3	0.04 ± 0.09	-0.5 ± 0.31
Bathy_grad	-0.54 ± 0.03	0.12 ± 0.05	0.3 ± 0.1	0.78 ± 0.58	-0.4 ± 0.22
AUC average model	0.68	0.83	0.78	0.79	0.70
<b>Cross-validation</b>					
AUC training	0.80 ± 0.01	0.85 ± 0.02	0.84 ± 0.05	0.79 ± 0.04	0.65 ± 0.04
AUC <sub>Test</sub>	0.79 ± 0.02	0.57 ± 0.07	0.68 ± 0.06	0.77 ± 0.04	0.65 ± 0.13

Values are mean ± SD. INT: intercept. AUC: Area Under the Curve. For the other abbreviations see legend of [Table 1](#).

doi:10.1371/journal.pone.0115057.t002





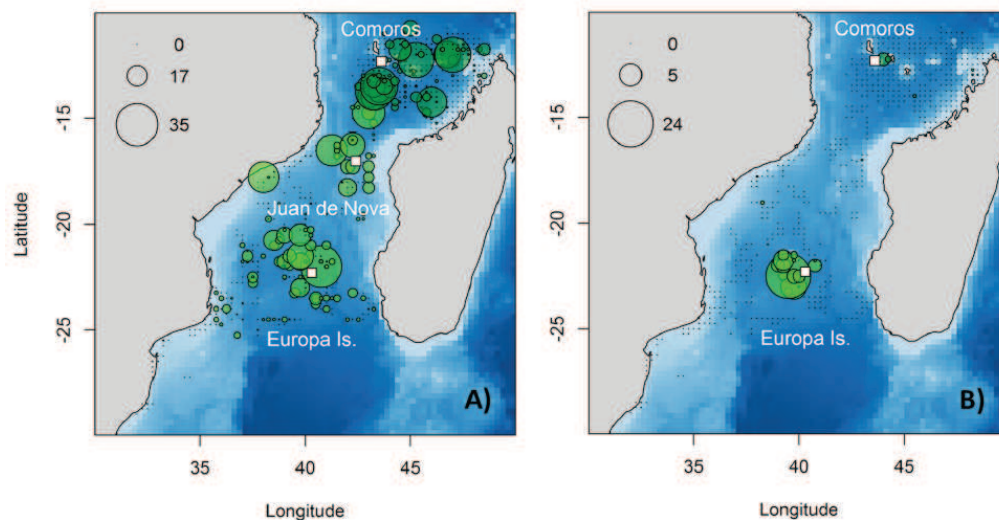
**Fig. 2. Predictive spatial models of breeding frigatebird distribution in the Mozambique Channel during the 2002–2010 period.** Mean presence probability in October based on tracking data (a) and vessel-based surveys (c) and (b, d) associated uncertainty maps (represented by the standard deviation of monthly predictions).

doi:10.1371/journal.pone.0115057.g002

Uncertainty was relatively low (0.12) and principally located in the middle part of the Mozambique Channel ([S2d Figure](#)).

### The distribution of associated seabirds

Based on vessel surveys, terns showed a wide distribution in the MC with their main concentration area in the south-west of the Channel (more than 2000 birds in a single observation) followed by an important concentration area in the north-east sector ([Fig. 3a](#)). Aerial observations confirm the wide distribution of sooty terns in the surveyed area, but show larger aggregations around the Comoro



**Fig. 3. Associated seabird descriptive spatial analysis in the Mozambique Channel.** (a) Tern and (b) boobies density (number of birds.km<sup>-2</sup>) from vessel-based surveys between September and December (2002–2010) (light green) and from aerial survey in December 2009 (dark green) are represented. White rectangles represent the breeding colony in Europa Island, Juan de Nova and the wintering ground in the Comoros.

doi:10.1371/journal.pone.0115057.g003

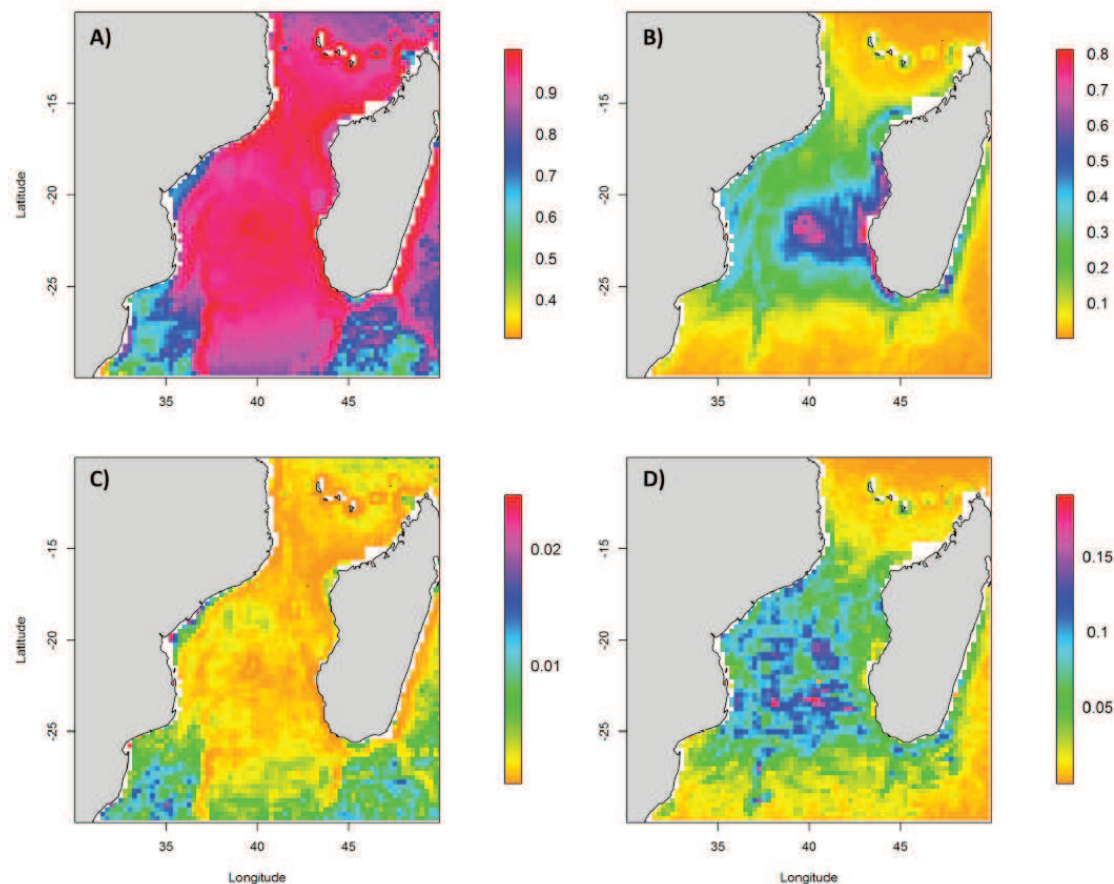
archipelago and very low densities on the continental shelf of Madagascar (Fig. 3b).

Since the  $A_w$  value of the best model was only 0.48 (S6 Table), an average model was calculated within the 12 models of the 95% confidence set. This model was mainly driven by DCol, Bathy and Bathy\_grad (Table 2), with Dcol and Bathy exhibiting a negative effect in accordance with the descriptive results of the surveys. The probability of presence of terns was mainly associated with static features, and was higher close to the colonies, in shallow waters with high bathymetric gradients. In spatial terms, high probabilities of presence occurred in all offshore waters of the MC, with lower probabilities in coastal areas (Fig. 4a). The predictive performance of this model was good. The average model (AUC: 0.79) showed very low uncertainty values, lower than 0.02 (Fig. 4b). Cross-validation scores were  $0.79 \pm 0.04$  and  $0.77 \pm 0.04$  for training and test dataset respectively.

Vessel-based observations of boobies showed a distribution pattern concentrated around Europa (Fig. 3b). No other individuals were observed in the rest of the surveyed area. Aerial observations of boobies were scarce too. They showed an aggregation around the Comoros and some individuals between the Comoros and the northwest coast of Madagascar.

Since the model with the lowest AIC exhibited an  $A_w$  of 0.1 (S7 Table), a model averaging approach was used, based on the 66 models of the 95% confidence set. The main variable influencing the boobies average model was DCol followed by dynamic variables such as SLA\_grad and SST (Table 2). Thus, the probability of





**Fig. 4.** Output of species distribution models for terns and boobies from vessel-based observations in October (2002–2010) along the Mozambique Channel. Climatology of mean presence probability from (a) terns and (c) boobies and (b, d) associated uncertainty map (SD of monthly predictions).

doi:10.1371/journal.pone.0115057.g004

presence of the boobies was higher close to the main colony (Europa). Within the dynamic landscape of the Mozambique Channel they associated negatively to eddies fronts and positively with warm waters. The average model (AUC: 0.78) predicted high presence probabilities around Europa Island and along the western coast of Madagascar where bathymetric gradients are high (Bathy\_grad influenced presence positively for boobies) (Fig. 4c). Maximum uncertainties (max. 0.16) were located in the South-western part of the Mozambique Channel (Fig 4d). Cross-validation values were  $0.84 \pm 0.05$  for training and  $0.68 \pm 0.06$  for test data.

These model outputs showed that terns and boobies share similar habitats with frigatebirds, supporting the hypothesis of feeding association. Moreover, raw data from boat-based surveys showed that, when feeding, frigatebirds occurred with



boobies and terns, in 20% and 86% of observed flocks respectively, finally, in 18% of the feeding events of frigatebirds, they were associated with both boobies and terns.

### The distribution of sub-surface predators

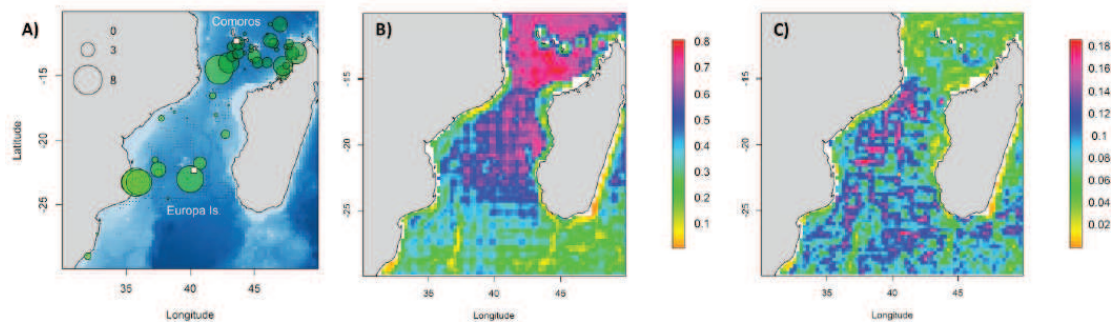
Vessel-based surveys recorded sub-surface predators around Europa and along the coast of Mozambique (Fig. 5a), whereas aerial surveys recorded high densities between the Comoros archipelago and the northwest coast of Madagascar (Fig. 5b).

Regarding modelling output, a model averaging approach was used since the model with the lowest AIC value showed an  $A_w$  value of 0.19. The 95% confidence set of models included 57 models (S8 Table). The average model showed a reasonable predictive performance AUC value of 0.70, and was mainly driven by SST, SLA\_grad and Bathy\_grad, SST having a positive effect (Table 2). Thus, sub-surface predators were associated with warm waters and negatively to fronts. In spatial terms, maximum values occurred in the northern MC and, to a lesser extent, in the middle part of the Channel (Fig. 5b), corresponding to the area of the Channel where SST is high and less dynamic. The average model is generalizable to other conditions since the AUC values of cross-validation scores did not include 0.5 (AUC for training:  $0.65 \pm 0.04$ ; AUC for test:  $0.65 \pm 0.13$ ).

### The marine predator community in the Mozambique Channel

Using thresholds at which sensibility and specificity calculated for each average model developed were maximised (S1 Table), cells showing predicted probability over this threshold were classified as suitable while cells below the threshold were considered unsuitable. Combining suitability maps for the four groups of species studied, which were calculated for each year of the study (2002–2011) during the breeding months (September to December), a map of the important areas for the predators was designed. Then, an overlap index was estimated between pairs of taxa which show a mean overlap value ranging from 0.26 to 0.41 (Table 3). Among the three groups of seabirds, the highest overlap value is found in pairs of taxa including frigatebirds, showing that this species is the most likely to cover the habitats of the other species in its distribution.

Moreover, the output of the map of the important areas showed that suitable areas for all groups of birds and mammals tend to congregate. Cells predicted as suitable for all species were concentrated in the central and southern MC (Fig. 6a), with coastal areas along both Madagascar and Mozambique being less suitable than offshore waters. Finally, the lowest values occurred in the southern part of the study area. Uncertainties are very low (Fig. 6b) and show that overlap areas are persistent over years.



**Fig. 5.** Sub-surface predators descriptive spatial analysis represented by (a) density (number of individuals.km<sup>-2</sup>) from vessel-based surveys between September and December (2002–2010) (light green) and aerial survey in December 2009 (dark green) in December 2009. Output of species distribution models for sub-surface predators represented by (b) mean probability of presence for October and (c) its associated uncertainty map (SD of presence probability) based on vessel-based observations between 2002 and 2010.

doi:10.1371/journal.pone.0115057.g005

## Discussion

Distribution data from both tracking and at-sea observations are complementary, and these sources of information are nowadays increasingly combined in conservation studies [42, 49, 50]. Tracking data provide accurate information on individuals of known provenance, age and breeding status whereas at-sea observations allow large-scale investigation of the distribution pattern of all population components (i.e., juveniles, immatures, non-breeders and breeders). At-sea observations also inform on biological interactions, feeding behaviour and feeding events, which can only be speculated with tracking devices. In this study, distribution data of several species of seabirds and marine mammals obtained by a combination of data from three platforms were compared, with the ultimate aim of determining important areas for these marine predators.

### Marine habitats of frigatebirds in the Mozambique Channel

By combining two different but complementary approaches, tracking and vessel or aerial observations, we were able to show that two different components of the population have distinct distributions. Although breeding and non-breeding birds share similar foraging areas near Europa and its westward extension, densities

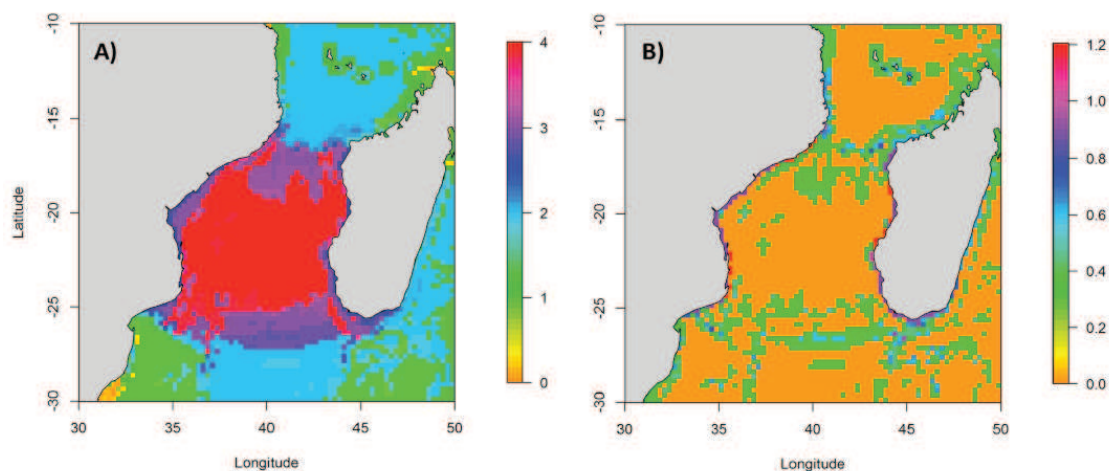
**Table 3.** Proportion of species overlap calculated for each year of the study period.

Species	Frigatebirds	Terns	Boobies
Frigatebirds	NA	NA	NA
Terns	0.29 ± 0.05	NA	NA
Boobies	0.41 ± 0.02	0.26 ± 0.06	NA
Sub-surface predators	0.31 ± 0.03	0.35 ± 0.04	0.26 ± 0.05

Values are mean ± SD.

doi:10.1371/journal.pone.0115057.t003





**Fig. 6.** Map of the Mean High Use areas based on (a) vessel-based spatial predictions for frigatebirds, terns, boobies and sub-surface predators species in the Mozambique Channel, and (b) associated uncertainty.

doi:10.1371/journal.pone.0115057.g006

were higher for breeders around Europa (observed from tracking and vessel) and for non-breeders in the northern sector of the Mozambique Channel (as indicated by tracking and aerial surveys). While breeders forage as central place foragers around Europa, non-breeding adults move to the Comoros area to exploit different marine areas, using roosting sites as a central place for foraging [51].

During breeding, birds perform foraging trips ranging around 1000 km to feed on flying fish and squids, which are the prey boobies and terns feed on as well [52]. However, there is evidence for differences in the diet of frigatebirds according to their breeding status and age class. Isotopic signatures of non-breeding birds exhibit higher variability and overall lower trophic levels in their prey, showing a shift in frigatebirds diet when they are no longer central place foragers.

The distribution of frigatebirds is negatively influenced by *Chlo. a*, suggesting that the birds do not seem to track high primary production areas in the Mozambique Channel. However, this result should be interpreted with caution as frigatebirds do not feed on primary producers. A natural delay between phytoplankton development and presence of micronekton and associated fish species is likely to occur, especially when satellite imagery is used at a monthly scale. Successions of eddies moving southward in the Mozambique Channel mix water masses to create a dynamic ecosystem [53] where it is difficult to determine how seabirds respond to ephemeral biotic structures. Moreover, high chlorophyll a concentration is associated with Zambezi river mouth in the MC. The turbidity of this area may also explain the negative relationship observed.

### Spatial overlap of frigatebirds and other species

Terns are widely distributed in the Mozambique Channel, and breed in extremely large numbers on Europa, Juan de Nova and the Glorioso archipelago [38, 54]. Both vessel-based and aerial surveys revealed the wide oceanic distribution of brown terns (represented mainly by sooty terns) throughout the MC. In particular, vessel-based observations show concentrations in the western part of the MC, where high densities of frigatebirds occur, suggesting the existence of shared foraging areas where they likely feed in common flocks in offshore waters [14, 34].

In the MC, the only large colony of boobies (red-footed boobies) is located on Europa [15]. Boobies showed a distribution exclusively driven by the location of their colony. This is revealed by both at-sea observations and tracking data that indicate relative short ranges of breeding adults red-footed boobies from Europa. It is consistent with previous studies which showed directly, using tracking or at-sea observations, that breeding red footed boobies from Europa forage close to their colony to a maximum of 150 km from the island [34, 55]. Other booby species also have relatively short ranges compared to frigatebirds, especially brown boobies and masked boobies [56, 57], these latter species being present in small numbers in the MC. This is also in accordance with wide-ranging surveys indicating that boobies occur mainly in coastal flocks [14], and show no dispersal of the non-breeding part of the population [55]. The range of frigatebirds in the MC encompasses that of boobies, in agreement with the results of an isotopic study showing that frigatebirds and boobies share the same feeding area and overlap with terns [52].

Sub-surface predators were widely distributed in the MC, with a higher density in the northern part (Fig. 5a). Our model predicted their distribution in central and northern MC which is consistent with the distribution of purse seine fishing effort for tunas in the MC [36]. This distribution overlaps widely with those of the seabirds, which is in accordance with the well-known role of dolphins and tunas in aggregating multispecific feeding flocks in the Mozambique Channel [14].

Despite the dynamic nature of the environmental parameters used here, all models presented satisfying predictive performance, and AUC values ranging from 0.68 to 0.83 with moderate to good cross-validation values (Table 2). Some areas emerge as potential zones of importance for all the top predators.

### Marine predator hotspots

Marine predator hotspots were identified in offshore waters of the southern MC, represented by a longitudinal ellipsoide between the mouth of Zambezi River to the west and the coast of Madagascar to the east, including Europa Island (Fig. 6 a).

The same species shown to form multispecific feeding flocks in previous studies [14, 34] were found to co-occur in this study. As a consequence, the species that share similar foraging areas are likely to be vulnerable to a shift in the density or distribution of any species that aggregate their prey or signals the presence of prey



aggregations. In particular, any depletion of tuna species, which are targeted by industrial fisheries, would be of great concern.

In the case of seabirds, our results show a clear influence of the colony, in particular for frigatebirds and boobies. Breeding seabirds are central place foragers and need to return to the colony to incubate, brood or feed their chicks [58, 59]. Thus, their foraging trips are limited in time and distance from their nest. This foraging behaviour is particularly evident in the case of tracking data from breeding frigatebirds equipped at Europa Island. However, the influence of the distance to the colony on seabird distribution is also highlighted in at-sea observations from both vessel-based and aerial surveys, although both breeding and non-breeding birds are involved. Indeed, Europa Island is a major breeding site for numerous species of seabirds [30], the only breeding site for frigatebirds in the MC, and distance to the colony has been shown to be an important predictor of their distribution [60]. The neighbourhood of the colony or a roosting site could also be an important factor in the distribution of non-breeding birds, especially since frigatebirds are the only seabirds that never rest on the surface of the sea.

Besides the location of main colonies, the marine habitats shared by study species are characterised by high SST and Bathy values, and negative Bathy\_grad and Chloa. These oceanographic conditions describe oceanic waters of the Mozambique Channel, characterised with low chlorophyll *a* levels and warm water. In particular, the western oceanic sector of the MC appears to be an area where top predators concentrate, particularly frigatebirds, terns and dolphins. This area of high mesoscale activity, with several eddies flowing southward year long, is already known to be attractive for frigatebirds that forage at the edges of the eddies [10, 16]. Indeed, these oceanic processes enhance primary production, and concentrate micronekton at the periphery of eddies [61].

The negative relation observed between the presence of predators and Chlo *a* could be linked to the absence of foraging in coastal areas, where highest values of Chlo *a* occurred, particularly on the mouth of the Zambesi River, off Mozambique.

### Limitations of the study and future directions

The accuracy of the predicted presence areas is constrained by both the spatial and the temporal scales of the study. Indeed, monthly composite environmental data cannot reflect fine scale dynamic parameters such as upwelling filaments (cool, elevated-chlorophyll *a* waters) that have been shown to drive the distribution of frigatebirds [10, 62]. In the same way, the use of monthly scale variables did not necessarily reflect temporal integration between the detection of primary production, and peak prey availability for top predators. However, using weekly data of SLA does not improve the performance of the model, which indicates that given the highly dynamic variability of these processes, defining the ideal temporal scale for habitat modelling in the MC is difficult. In addition, there is as yet no



information on the time lag between the presence of high levels of chlorophyll *a* and a peak of prey in the Mozambique Channel.

Identifying foraging areas instead of presence areas for top predators in the Mozambique Channel might have improved the addressing of preliminary hypothesis, however, models using foraging information were not successful (results not shown), because altitude data that indicate when frigatebirds are foraging [16] would be necessary to determine precisely when birds are feeding. In addition raw observations from this study show that foraging frigatebirds and boobies were often associated with foraging terns, and frequently with sub-surface predators.

## Conclusions

Tracking data on breeding birds can give a biased view of the distribution of a species if there are differences between breeding and non-breeding birds. Because frigatebirds are wide ranging species (>500 km), we found a good agreement between the distributions of breeders and non-breeders from tracking data and observations at sea.

Overall, habitat models do not predict precise hotspots apart from the vicinity of Europa, suggesting that although frigatebirds concentrate at sub-mesoscale features associated with the edge of eddies, because these habitats are very mobile over short periods of time, they are not predictable at a monthly scale. This underlines again the high unpredictability of tropical waters, and the difficulty of identifying precisely important zones at fine temporal and spatial scales.

Nevertheless, data from different sources in this study showed consistent results. Mapping high use areas reveals a wide overlap between the four groups of species studied here, suggesting that the distribution of frigatebirds is a good indicator of top predator concentrations at large and meso-scales.

## Supporting Information

**S1 Figure.** Map of the frigatebird trips collected from September to October 2003, September to October 2008 and September to December 2011. White rectangles represent the breeding colony in Europa Island and the wintering ground in the Comoros.

[doi:10.1371/journal.pone.0115057.s001](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0115057.s001) (TIF)

**S2 Figure.** Output of species distribution models for frigatebirds including DCol. Climatology of mean presence probability (a) from frigatebirds in October (based on tracking data from 2003 and 2011) and (c) vessel-based observations and (b, d) associated uncertainty map (standard deviation of monthly predictions).

[doi:10.1371/journal.pone.0115057.s002](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0115057.s002) (TIF)

**S1 Table.** Threshold of maximised sensibility and specificity for vessel-based models.

[doi:10.1371/journal.pone.0115057.s003](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0115057.s003) (DOC)

**S2 Table.** Ranked set of best candidates frigatebirds tracking model and average model integrating distance to the colony (DCol). Corrected Akaike Information Criterion (AICc), measure of each model AIC relative to the best one (d) and Akaike Weight (w) are presented. Values are mean  $\pm$  SD.

[doi:10.1371/journal.pone.0115057.s004](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0115057.s004) (DOC)

**S3 Table.** Ranked set of best candidates frigatebirds tracking model and average model. Corrected Akaike Information Criterion (AICc), measure of each model AIC relative to the best one (d) and Akaike Weight (w) are presented. Values are mean  $\pm$  SD.

[doi:10.1371/journal.pone.0115057.s005](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0115057.s005) (DOC)

**S4 Table.** Ranked set of best candidates frigatebirds at-sea observations model and average model. Corrected Akaike Information Criterion (AICc), measure of each model AIC relative to the best one (d) and Akaike Weight (w) are presented. Values are mean  $\pm$  SD.

[doi:10.1371/journal.pone.0115057.s006](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0115057.s006) (DOC)

**S5 Table.** Ranked set of best candidates frigatebirds at-sea observations model and average model. Corrected Akaike Information Criterion (AICc), measure of each model AIC relative to the best one (d) and Akaike Weight (w) are presented. Values are mean  $\pm$  SD.

[doi:10.1371/journal.pone.0115057.s007](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0115057.s007) (DOC)

**S6 Table.** Ranked set of best candidates terns at-sea observations model and average model. Corrected Akaike Information Criterion (AICc), measure of each model AIC relative to the best one (d) and Akaike Weight (w) are presented. Values are mean  $\pm$  SD.

[doi:10.1371/journal.pone.0115057.s008](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0115057.s008) (DOC)

**S7 Table.** Ranked set of best candidates boobies at-sea observations model and average model. Corrected Akaike Information Criterion (AICc), measure of each model AIC relative to the best one (d) and Akaike Weight (w) are presented. Values are mean  $\pm$  SD.

[doi:10.1371/journal.pone.0115057.s009](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0115057.s009) (DOC)

**S8 Table.** Ranked set of best candidates sub-surface predators at-sea observations model and average model. Corrected Akaike Information Criterion (AICc), measure of each model AIC relative to the best one (d) and Akaike Weight (w) are presented. Values are mean  $\pm$  SD.

[doi:10.1371/journal.pone.0115057.s010](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0115057.s010) (DOC)

## Acknowledgment

The authors would like to thank observers of the different cruises, as well as Aurélien Prudor and Hélène Mahéo for their work on Europa Island. We also thank Laura Mannocci, Sophie Laran and Michel Potier for helpful information on the sighting surveys and two anonymous reviewers for their helpful comments. Special thanks go to Patrick Duncan for correcting the English.



## Author Contributions

Conceived and designed the experiments: VR MLC SJ HW. Analyzed the data: LT ML. Wrote the paper: LT ML VR MLC SJ HW.

## References

1. Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Da Fonseca GAB, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853–858.
2. Heithaus MR, Frid A, Wirsing AJ, Worm B (2008) Predicting ecological consequences of marine top predator declines. *Trends in Ecology & Evolution* 23: 202–210.
3. Boyd IL, Wanless S, Camphuysen CJ (2006) Top predators in marine ecosystems: their role in monitoring and management: Cambridge University Press.
4. Sergio F, Newton I, Marchesi L, Pedrini P (2006) Ecologically justified charisma: preservation of top predators delivers biodiversity conservation. *Journal of Applied Ecology* 43: 1049–1055.
5. Zacharias MA, Roff JC (2001) Use of focal species in marine conservation and management: a review and critique. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 11: 59–76.
6. Weimerskirch H, Inchausti P, Guinet C, Barbraud C (2003) Trends in bird and seal populations as indicators of a system shift in the Southern Ocean. *Antarctic Science* 15: 249–256.
7. Wong SNP, Gjerdrum C, Morgan KH, Mallory ML (2014) Hotspots in cold seas: The composition, distribution, and abundance of marine birds in the North American Arctic. *Journal of Geophysical Research: Oceans*.
8. Nur N, Jahncke J, Herzog MP, Howar J, Hyrenbach KD, et al. (2011) Where the wild things are: predicting hotspots of seabird aggregations in the California Current System. *Ecological Applications* 21: 2241–2257.
9. Montevecchi WA, Hedd A, McFarlane Tranquilla L, Fifield DA, Burke CM, et al. (2012) Tracking seabirds to identify ecologically important and high risk marine areas in the western North Atlantic. *Biological Conservation* 156: 62–71.
10. De Monte S, Cotté C, d'Ovidio F, Lévy M, Le Corre M, et al. (2012) Frigatebird behaviour at the ocean-atmosphere interface: integrating animal behaviour with multi-satellite data. *Journal of the Royal Society Interface* 9: 3351–3358.
11. Mannocci L, Laran S, Monestiez P, Dorémus G, Van Canneyt O, et al. (2014) Predicting top predator habitats in the Southwest Indian Ocean. *Ecography*.
12. Ashmole NP (1971) Seabird ecology and the marine environment. *Avian biology* 1: 223–286.
13. Jaquemet S, Le Corre M, Weimerskirch H (2004) Seabird community structure in a coastal tropical environment: importance of natural factors and fish aggregating devices (FADs). *Marine Ecology Progress Series* 268: 281–292.
14. Au DWK, Pitman RL (1986) Seabird interactions with dolphins and tuna in the eastern tropical Pacific. *Condor*: 304–317.
15. Le Corre M, Jaquemet S (2005) Assessment of the seabird community of the Mozambique Channel and its potential use as an indicator of tuna abundance. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 63: 421–428.
16. Weimerskirch H, Le Corre M, Jaquemet S, Potier M, Marsac F (2004) Foraging strategy of a top predator in tropical waters: great frigatebirds in the Mozambique Channel. *Marine Ecology Progress Series* 275.
17. Jaquemet S, Ternon JF, Kaehler S, Thiebot JB, Dyer B, et al. (2014) Contrasted structuring effects of mesoscale features on the seabird community in the Mozambique Channel. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*.
18. Bakun A (2006) Fronts and eddies as key structures in the habitat of marine fish larvae: opportunity, adaptive response and competitive advantage. *Scientia Marina* 70: 105–122.

19. Olson DB, Hitchcock GL, Mariano AJ, Ashjian CJ, Peng G, et al. (1994) Life on the edge: marine life and fronts. *Oceanography* 7: 52–60.
20. Spear LB, Ballance LT, Ainley DG (2001) Response of seabirds to thermal boundaries in the tropical Pacific: the thermocline versus the Equatorial Front. *Marine Ecology Progress Series* 219: 275–289.
21. Schneider DC (1990) Seabirds and fronts: a brief overview. *Polar research* 8: 17–21.
22. Loughlin TR, Rugh DJ, Fiscus CH (1984) Northern sea lion distribution and abundance: 1956–80. *The Journal of wildlife management*: 729–740.
23. Ballance LT (2007) Understanding seabirds at sea: why and how. *Marine Ornithology* 35: 127–135.
24. Hyrenbach KD, Veit RR, Weimerskirch H, Metzl N, Hunt Jr GL (2007) Community structure across a large-scale ocean productivity gradient: marine bird assemblages of the southern Indian Ocean. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 54: 1129–1145.
25. Hammond PS, Benke H, Berggren P, Borchers DL, Buckland ST, et al. (1995) Distribution and abundance of the harbour porpoise and other small cetaceans in the North Sea and adjacent waters. *Life* 92.
26. Worm B, Lotze HK, Myers RA (2003) Predator diversity hotspots in the blue ocean. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100: 9884–9888.
27. Ropert-Coudert Y, Wilson RP (2005) Trends and perspectives in animal-attached remote sensing. *Frontiers in Ecology and the Environment* 3: 437–444.
28. Guisan A, Thuiller W (2005) Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology letters* 8: 993–1009.
29. Ballance LT, Pitman RL, Reilly SB (1997) Seabird community structure along a productivity gradient: importance of competition and energetic constraint. *Ecology* 78: 1502–1518.
30. Le Corre M, Jouventin P (1997) Ecological significance and conservation priorities of Europa Island (western Indian Ocean), with special reference to seabirds. *Revue d'écologie* 52: 205–220.
31. McConnell BJ, Chambers C, Fedak MA (1992) Foraging ecology of southern elephant seals in relation to the bathymetry and productivity of the Southern Ocean. *Antarctic Science* 4: 393–393.
32. Weimerskirch H, Chastel O, Barbraud C, Tostain O (2003) Flight performance: Frigatebirds ride high on thermals. *Nature* 421: 333–334.
33. Calenge C (2006) The package "adehabitat" for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological modelling* 197: 516–519.
34. Jaquemet S, Le Corre M, Marsac F, Potier M, Weimerskirch H (2005) Foraging habitats of the seabird community of Europa Island (Mozambique Channel). *Marine Biology* 147: 573–582.
35. Davoren GK, Montevecchi WA, Anderson JT (2003) Distributional patterns of a marine bird and its prey: habitat selection based on prey and conspecific behaviour. *Marine Ecology Progress Series* 256: 229–242.
36. Tew Kai E, Marsac F (2010) Influence of mesoscale eddies on spatial structuring of top predators communities in the Mozambique Channel. *Progress in Oceanography* 86: 214–223.
37. R Core Team (2014) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
38. Le Corre M (2001) Breeding seasons of seabirds at Europa Island (southern Mozambique Channel) in relation to seasonal changes in the marine environment. *Journal of Zoology* 254: 239–249.
39. Péron C, Delord K, Phillips RA, Charbonnier Y, Marteau C, et al. (2010) Seasonal variation in oceanographic habitat and behaviour of white-chinned petrels *Procellaria aequinoctialis* from Kerguelen Island. *Marine Ecology Progress Series* 416: 267–284.
40. Péron C, Weimerskirch H, Bost C-A (2012) Projected poleward shift of king penguins (*Aptenodytes patagonicus*) foraging range at the Crozet Islands, southern Indian Ocean. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279: 2515–2523.
41. Louzao M, Pinaud D, Peron C, Delord K, Wiegand T, et al. (2011) Conserving pelagic habitats: seascape modelling of an oceanic top predator. *Journal of Applied Ecology* 48: 121–132.



42. Louzao M, Bécarea J, Rodríguez B, Hyrenbach KD, Ruiz A, et al. (2009) Combining vessel-based surveys and tracking data to identify key marine areas for seabirds. *Marine Ecology Progress Series* 391: 183–197.
43. Burnham KP, Anderson DR (2004) Multimodel inference understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological methods & research* 33: 261–304.
44. Burnham KP, Anderson DR (2002) Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach: Springer.
45. Guisan A, Zimmermann NE (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological modelling* 135: 147–186.
46. Swets JA (1988) Measuring the accuracy of diagnostic systems. *Science* 240: 1285–1293.
47. Van Erkel AR, Pattynama PMT (1998) Receiver operating characteristic (ROC) analysis: basic principles and applications in radiology. *European Journal of radiology* 27: 88–94.
48. Ballard G, Jongsomjit D, Veloz SD, Ainley DG (2012) Coexistence of mesopredators in an intact polar ocean ecosystem: the basis for defining a Ross Sea marine protected area. *Biological Conservation* 156: 72–82.
49. Hyrenbach KD, Keiper C, Allen SG, Ainley DG, Anderson DJ (2006) Use of marine sanctuaries by far-ranging predators: commuting flights to the California Current System by breeding Hawaiian albatrosses. *Fisheries Oceanography* 15: 95–103.
50. Rodhouse PG, Prince PA, Trathan PN, Hatfield EMC, Watkins JL, et al. (1996) Cephalopods and mesoscale oceanography at the Antarctic Polar Front: satellite tracked predators locate pelagic trophic interactions. *Marine ecology progress series* Oldendorf 136: 37–50.
51. Weimerskirch H, Le Corre M, Marsac F, Barbraud C, Tostain O, et al. (2006) Postbreeding movements of frigatebirds tracked with satellite telemetry. *The Condor* 108: 220–225.
52. Cherel Y, Le Corre M, Jaquemet S, Menard F, Richard P, et al. (2008) Resource partitioning within a tropical seabird community: new information from stable isotopes. *Marine Ecology Progress Series* 366: 281–291.
53. Ternon J-F, Roberts MJ, Morris T, Hancke L, Backeberg B (2014) In situ measured current structures of the eddy field in the Mozambique Channel. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 100: 10–26.
54. Jaquemet S, Le Corre M, Quartly GD (2007) Ocean control of the breeding regime of the sooty tern in the southwest Indian Ocean. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 54: 130–142.
55. Weimerskirch H, Le Corre M, Jaquemet Sb, Marsac F (2005) Foraging strategy of a tropical seabird, the red-footed booby, in a dynamic marine environment. *Marine Ecology Progress Series* 288: 251–261.
56. Weimerskirch H, Shaffer SA, Tremblay Y, Costa DP, Gadenne Hln, et al. (2009) Species- and sex-specific differences in foraging behaviour and foraging zones in blue-footed and brown boobies in the Gulf of California. *Marine Ecology Progress Series* 391: 267–278.
57. Asseid BS, Drapeau L, Crawford RJM, Dyer BM, Hija A, et al. (2006) The food of three seabirds at Latham Island, Tanzania, with observations on foraging by masked boobies *Sula dactylatra*. *African Journal of Marine Science* 28: 109–114.
58. Ropert-Coudert Y, Wilson RP, Daunt F, Kato A (2004) Patterns of energy acquisition by a central place forager: benefits of alternating short and long foraging trips. *Behavioral Ecology* 15: 824–830.
59. Weimerskirch H (2007) Are seabirds foraging for unpredictable resources? *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 54: 211–223.
60. Ford RG, Ainley DG, Casey JL, Keiper CA, Spear LB, et al. (2004) The biogeographic patterns of seabirds in the central portion of the California Current. *Marine Ornithology* 32: 77–96.
61. Sabarros PS, Ménard F, Lévêze J-J, Tew-Kai E, Ternon J-F (2009) Mesoscale eddies influence distribution and aggregation patterns of micronekton in the Mozambique Channel. *Marine Ecology Progress Series* 395: 101–107.
62. Tew Kai E, Rossi V, Sudre J, Weimerskirch H, Lopez C, et al. (2009) Top marine predators track Lagrangian coherent structures. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 8245–8250.





Supplementary Information for:

**Combining methods to describe major marine habitats of top predators:  
application to identify biological hotspots in tropical waters**

Laurie Thiers<sup>a</sup>, Maite Louzao<sup>b</sup>, Vincent Ridoux<sup>c</sup>, Mathieu Le Corre<sup>d</sup>, Sébastien Jaquemet<sup>d</sup> & Henri Weimerskirch<sup>a</sup>

<sup>a</sup> Centre d'Études Biologiques de Chizé, Centre National de la Recherche Scientifique, 79360 Villiers en Bois, France

<sup>b</sup> Instituto Español de Oceanografía, CO Xixón, Camín de l'Arbeyal s/n, 33212 Xixón, Spain

<sup>c</sup> Centre de Recherche sur les Mammifères Marins, 5 allée de l'Océan, 17000 La Rochelle, France

<sup>d</sup> Université de la Réunion, Laboratoire ECOMAR (FRE 3560 CNRS), Avenue René Cassin, CS 92003 97744 Saint Denis Cedex 9, Ile de la Réunion, France

\* Corresponding author: Centre d'Études Biologiques de Chizé, Centre National de la Recherche Scientifique, 79360 Villiers en Bois, France. E-mail: thiers@cebc.cnrs.fr

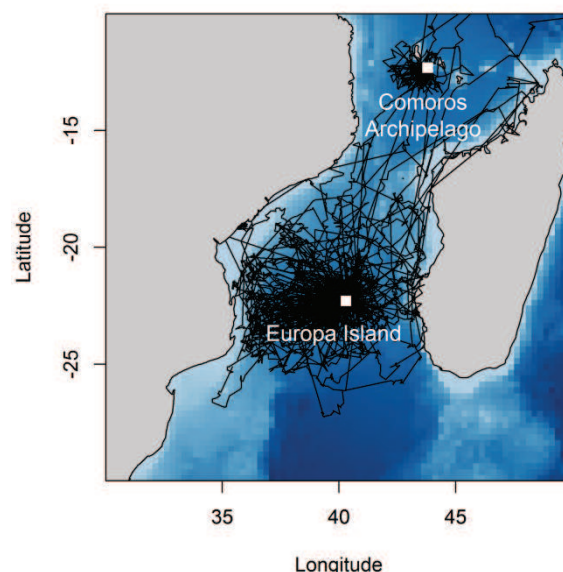


Figure S1. Map of the frigatebird trips collected from September to October 2003, September to October 2008 and September to December 2011. White rectangles represent the breeding colony in Europa Island and the wintering ground in the Comoros.

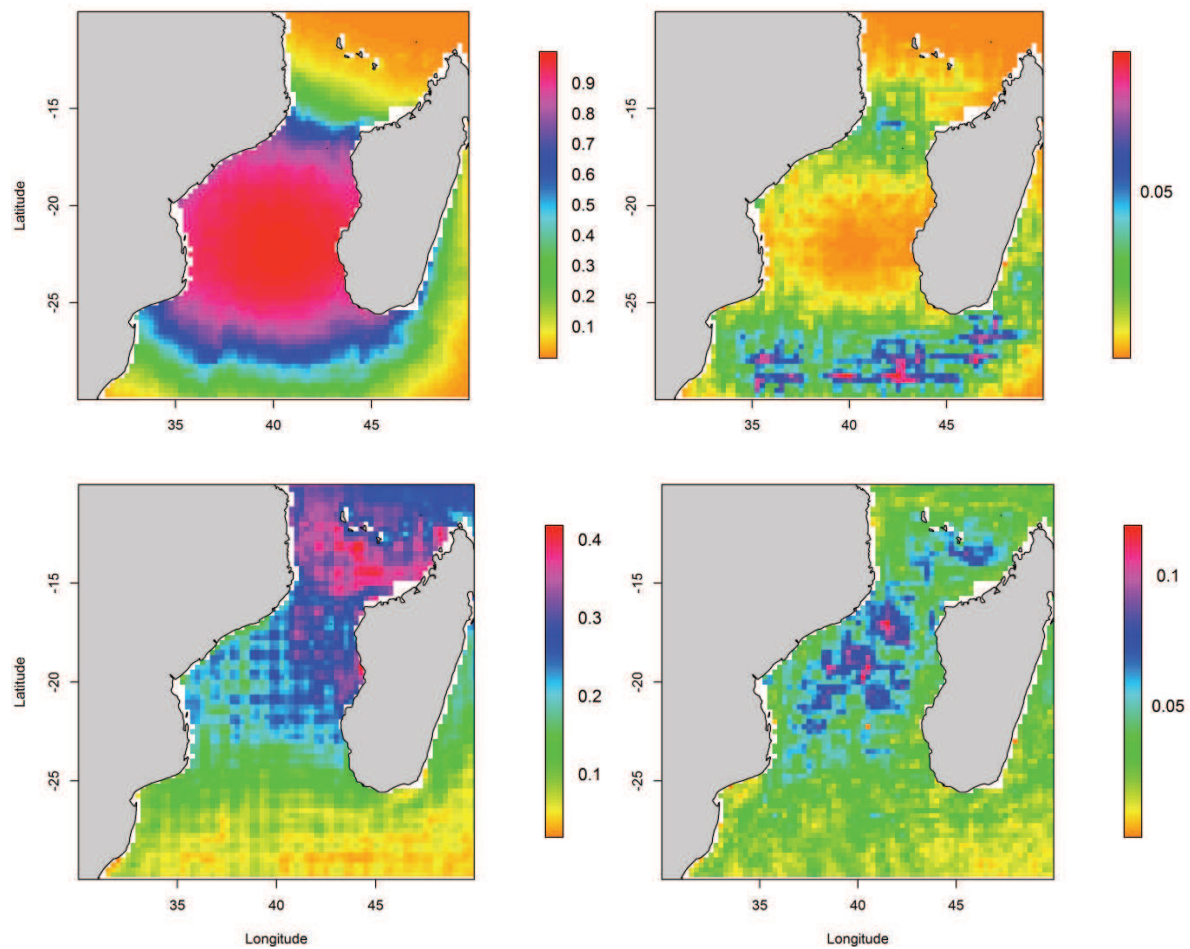


Figure S2. Output of species distribution models for frigatebirds including DCol. Climatology of mean presence probability (a) from frigatebirds in October (based on tracking data from 2003 and 2011) and (c) vessel-based observations and (b, d) associated uncertainty map (standard deviation of monthly predictions).

Table S1. Threshold of maximised sensibility and specificity for vessel-based models.

Model	Threshold	Sensibility	Specificity
Frigtebirds	0.20	0.73	0.74
Terns	0.80	0.69	0.70
Boobies	0.16	0.70	0.69
Sub-surface predators	0.15	0.67	0.62

Table S2. Ranked set of best candidates frigatebirds tracking model and average model integrating distance to the colony (DCol). Corrected Akaike Information Criterion (AICc), measure of each model AIC relative to the best one (d) and Akaike

Weight (w) are presented. Values are mean  $\pm$  SD.

Model	INT	Chloa	SST	SLA	Bathy	DCol	SST_grad	SLA_grad	Bathy_grad	AICc	d	w
1	-0.39 $\pm$ 0.09	-0.19 $\pm$ 0.05			0.52 $\pm$ 0.04	-2.49 $\pm$ 0.07		0.18 $\pm$ 0.03		5404.13	0	0.35
2	-0.4 $\pm$ 0.09	-0.16 $\pm$ 0.05	0.1 $\pm$ 0.05		0.48 $\pm$ 0.05	-2.46 $\pm$ 0.07		0.19 $\pm$ 0.03		5404.74	0.6	0.26
3	-0.39 $\pm$ 0.09	-0.18 $\pm$ 0.05			0.51 $\pm$ 0.05	-2.5 $\pm$ 0.07		0.18 $\pm$ 0.03	0.03 $\pm$ 0.04	5407.63	3.49	0.06
4	-0.39 $\pm$ 0.09	-0.19 $\pm$ 0.05		-0.02 $\pm$ 0.04	0.52 $\pm$ 0.04	-2.48 $\pm$ 0.07		0.17 $\pm$ 0.04		5407.8	3.67	0.06
5	-0.4 $\pm$ 0.09	-0.16 $\pm$ 0.05	0.12 $\pm$ 0.06		0.48 $\pm$ 0.05	-2.45 $\pm$ 0.07	0.05 $\pm$ 0.05	0.19 $\pm$ 0.03		5407.83	3.7	0.06
6	-0.4 $\pm$ 0.09	-0.15 $\pm$ 0.05	0.1 $\pm$ 0.05		0.47 $\pm$ 0.05	-2.47 $\pm$ 0.07		0.19 $\pm$ 0.03	0.04 $\pm$ 0.04	5408.02	3.88	0.05
7	-0.39 $\pm$ 0.09	-0.19 $\pm$ 0.05			0.52 $\pm$ 0.04	-2.49 $\pm$ 0.07	0.01 $\pm$ 0.05	0.18 $\pm$ 0.03		5408.07	3.94	0.05
8	-0.41 $\pm$ 0.09	-0.16 $\pm$ 0.05	0.1 $\pm$ 0.05	-0.03 $\pm$ 0.04	0.48 $\pm$ 0.05	-2.45 $\pm$ 0.07		0.18 $\pm$ 0.04		5408.21	4.08	0.05
9	-0.4 $\pm$ 0.09	-0.15 $\pm$ 0.05	0.12 $\pm$ 0.06		0.47 $\pm$ 0.05	-2.46 $\pm$ 0.07	0.05 $\pm$ 0.05	0.19 $\pm$ 0.04	0.04 $\pm$ 0.04	5411.09	6.96	0.01
Average d model	-0.4 $\pm$ 0.09	-0.17 $\pm$ 0.05	0.1 $\pm$ 0.03	-0.03 $\pm$ 0.02	0.5 $\pm$ 0.25	-2.47 $\pm$ 6.21	0.03 $\pm$ 0.03	0.18 $\pm$ 0.04	0.03 $\pm$ 0.02			

Table S3. Ranked set of best candidates frigatebirds tracking model and average model. Corrected Akaike Information Criterion (AICc), measure of each model AIC relative to the best one (d) and Akaike Weight (w) are presented. Values are mean  $\pm$  SD.

Model	INT	Chloa	SST	SLA	Bathy	SST_grad	SLA_grad	Bathy_grad	AICc	d	w
1	0.24 $\pm$ 0.11	-0.8 $\pm$ 0.08	0.61 $\pm$ 0.03	-0.22 $\pm$ 0.03	0.3 $\pm$ 0.03			-0.54 $\pm$ 0.03	8080.51	0	0.73
2	0.24 $\pm$ 0.11	-0.79 $\pm$ 0.08	0.6 $\pm$ 0.04	-0.22 $\pm$ 0.03	0.3 $\pm$ 0.03	-0.02 $\pm$ 0.03		-0.54 $\pm$ 0.03	8083.98	3.46	0.13
Average d model	0.24 $\pm$ 0.11	-0.8 $\pm$ 0.79	0.61 $\pm$ 0.36	-0.22 $\pm$ 0.08	0.3 $\pm$ 0.1	-0.02 $\pm$ 0.03	0 $\pm$ 0	-0.54 $\pm$ 0.03			

Table S4. Ranked set of best candidates frigatebirds at-sea observations model and average model. Corrected Akaike Information Criterion (AICc), measure of each model AIC relative to the best one (d) and Akaike Weight (w) are presented. Values are mean  $\pm$  SD.



Model	INT	Chloa	SST	SLA	Bathy	DCol	SST_grad	SLA_grad	Bathy_grad	AICc	d	w
1	-2.791 ± 0.34	-0.59 ± 0.29			1.13 ± 0.30	-2.77 ± 0.50				237.1	0	0.2
2	-2.627 ± 0.309				0.95 ± 0.28	-2.65 ± 0.48				238.11	1.01	0.12
3	-2.823 ± 0.345	-0.57 ± 0.29		-0.26 ± 0.19	1.2 ± 0.31	-2.83 ± 0.51				239.15	2.05	0.07
4	-2.863 ± 0.511		0.75 ± 0.51		1.05 ± 0.32	-3.36 ± 0.67				239.52	2.42	0.06
5	-2.889 ± 0.356	-0.66 ± 0.31	0.31 ± 0.24		1.20 ± 0.32	-3.05 ± 0.57				239.54	2.44	0.06
6	-2.668 ± 0.316			-0.29 ± 0.19	1.04 ± 0.3	-2.73 ± 0.49				239.79	2.69	0.05
7	-2.949 ± 0.363	-0.67 ± 0.31	0.4 ± 0.25	-0.32 ± 0.19	1.31 ± 0.34	-3.20 ± 0.59				240.72	3.62	0.03
8	-2.81 ± 0.35	-0.57 ± 0.3			1.15 ± 0.31	-2.8 ± 0.51	-0.15 ± 0.23			240.76	3.66	0.03
9	-2.76 ± 0.33			-0.4 ± 0.2	1.19 ± 0.32	-2.89 ± 0.51	-0.40 ± 0.26			241.07	3.97	0.03
10	-2.81 ± 0.35	-0.56 ± 0.3			1.15 ± 0.31	-2.82 ± 0.54		0.06 ± 0.18		241.08	3.98	0.03
11	-2.66 ± 0.32				1 ± 0.29	-2.7 ± 0.49	-0.23 ± 0.22			241.1	4	0.03
12	-2.78 ± 0.34	-0.58 ± 0.29			1.09 ± 0.34	-2.76 ± 0.50			0.08 ± 0.27	241.11	4.01	0.03
13	-2.7 ± 0.33				1.03 ± 0.3	-2.82 ± 0.53		0.16 ± 0.18		241.39	4.29	0.02
14	-2.9 ± 0.5		0.81 ± 0.56	-0.29 ± 0.2	1.12 ± 0.33	-3.39 ± 0.68				241.52	4.42	0.02
15	-2.89 ± 0.36	-0.52 ± 0.3		-0.4 ± 0.2	1.29 ± 0.33	-2.95 ± 0.53	-0.31 ± 0.26			241.72	4.62	0.02
16	-2.62 ± 0.31				0.9 ± 0.31	-2.65 ± 0.48			0.12 ± 0.25	241.96	4.86	0.02
17	-2.75 ± 0.34			-0.29 ± 0.19	1.12 ± 0.32	-2.92 ± 0.54		0.17 ± 0.18		242.96	5.86	0.01
18	-2.88 ± 0.49		0.63 ± 0.49		1.08 ± 0.32	-3.36 ± 0.68	-0.18 ± 0.25			243.04	5.94	0.01
19	-2.85 ± 0.35	-0.53 ± 0.3		-0.27 ± 0.19	1.24 ± 0.33	-2.91 ± 0.55		0.08 ± 0.18		243.07	5.97	0.01
20	-2.81 ± 0.35	-0.55 ± 0.29		-0.26 ± 0.19	1.15 ± 0.35	-2.83 ± 0.51			0.09 ± 0.28	243.14	6.04	0.01
21	-2.84 ± 0.51		0.77 ± 0.51		0.98 ± 0.34	-3.35 ± 0.67			0.15 ± 0.27	243.31	6.21	0.01
22	-2.89 ± 0.36	-0.64 ± 0.31	0.3 ± 0.24		1.21 ± 0.32	-3.06 ± 0.57	-0.11 ± 0.23			243.42	6.32	0.01
23	-2.88 ± 0.36	-0.65 ± 0.31	0.33 ± 0.25		1.14 ± 0.36	-3.06 ± 0.57			0.12 ± 0.28	243.46	6.36	0.01
24	-2.66 ± 0.32			-0.29 ± 0.19	0.97 ± 0.32	-2.73 ± 0.49			0.14 ± 0.25	243.58	6.48	0.01
25	-2.9 ± 0.36	-0.64 ± 0.32	0.31 ± 0.24		1.22 ± 0.33	-3.09 ± 0.6		0.04 ± 0.19		243.59	6.49	0.01
26	-2.86 ± 0.52		0.76 ± 0.56		1.05 ± 0.33	-3.35 ± 0.67		-0.01 ± 0.20		243.6	6.5	0.01
27	-2.98 ± 0.37	-0.6 ± 0.32	0.37 ± 0.25	-0.39 ± 0.2	1.38 ± 0.35	-3.26 ± 0.59	-0.27 ± 0.26			243.7	6.61	0.01
28	-2.94 ± 0.46		0.53 ± 0.56	-0.41 ± 0.22	1.23 ± 0.34	-3.39 ± 0.73	-0.37 ± 0.28			243.77	6.67	0.01

29	-2.76 ± 0.34			-0.43 ± 0.2	1.10 ± 0.33	-2.91 ± 0.52	-0.44 ± 0.26		0.23 ± 0.25	244.38	7.28	0.01
30	-2.83 ± 0.35			-0.4 ± 0.2	1.25 ± 0.33	-3.03 ± 0.56	-0.39 ± 0.26	0.14 ± 0.18		244.56	7.46	0.01
31	-2.72 ± 0.33				1.06 ± 0.30	-2.84 ± 0.53	-0.21 ± 0.23	0.14 ± 0.18		244.59	7.46	0.01
32	-2.93 ± 0.36	-0.66 ± 0.31	0.42 ± 0.26	-0.33 ± 0.19	1.23 ± 0.37	-3.21 ± 0.59			0.14 ± 0.29	244.61	7.51	0.01
33	-2.8 ± 0.35	-0.55 ± 0.3			1.09 ± 0.34	-2.79 ± 0.51	-0.17 ± 0.24		0.11 ± 0.27	244.69	7.59	<0.01
34	-2.97 ± 0.37	-0.64 ± 0.32	0.4 ± 0.25	-0.33 ± 0.19	1.34 ± 0.35	-3.27 ± 0.62		0.06 ± 0.19		244.72	7.62	<0.01
35	-2.65 ± 0.32				0.93 ± 0.31	-2.70 ± 0.49	-0.25 ± 0.23		0.164 ± 0.244	244.75	7.65	<0.01
36	-2.82 ± 0.35	-0.55 ± 0.31			1.17 ± 0.31	-2.84 ± 0.54	-0.14 ± 0.23	0.05 ± 0.19		244.79	7.7	<0.01
Average d model	-2.79 ± 0.36	-0.59 ± 0.47	0.53 ± 0.28	-0.31 ± 0.14	1.11 ± 1.20	-2.89 ± 8.64	-0.26 ± 0.11	0.1 ± 0.03	0.117 ± 0.046			

Table S5. Ranked set of best candidates frigatebirds at-sea observations model and average model. Corrected Akaike Information Criterion (AICc), measure of each model AIC relative to the best one (d) and Akaike Weight (w) are presented. Values are mean ± SD.

Model	INT	Chloa	SST	SLA	Bathy	SST_grad	SLA_grad	Bathy_grad	AICc	d	W
1	-1.743 ± 0.347	-0.585 ± 0.286							276.259	0	0.174
2	-1.792 ± 0.327	-0.733 ± 0.313					-0.353 ± 0.193		276.402	0.143	0.162
3	-1.649 ± 0.356								278.06	1.801	0.071
4	-1.774 ± 0.568	-0.662 ± 0.34	0.717 ± 0.523				-0.431 ± 0.208		278.89	2.63	0.047
5	-1.759 ± 0.351	-0.623 ± 0.298		-0.148 ± 0.166					279.518	3.259	0.034
6	-1.659 ± 0.767		1.12 ± 0.471				-0.401 ± 0.208		279.804	3.545	0.03
7	-1.804 ± 0.33	-0.756 ± 0.319		-0.128 ± 0.174			-0.347 ± 0.196		279.93	3.671	0.028
8	-1.731 ± 0.446	-0.554 ± 0.303	0.308 ± 0.494						279.944	3.685	0.028
9	-1.746 ± 0.361	-0.635 ± 0.3			0.112 ± 0.209				280.027	3.768	0.026
10	-1.633 ± 0.611		0.691 ± 0.443						280.046	3.787	0.026
11	-1.797 ± 0.319	-0.722 ± 0.313					-0.373 ± 0.198	-0.096 ± 0.196	280.219	3.96	0.024
12	-1.743 ± 0.346	-0.594 ± 0.291				0.039 ± 0.192			280.271	4.012	0.023
13	-1.743 ± 0.346	-0.583 ± 0.289						-0.007 ± 0.187	280.311	4.051	0.023
14	-1.666 ± 0.345						-0.228 ± 0.184		280.381	4.122	0.022

15	-1.793 ± 0.332	-0.751 ± 0.32			0.05 ± 0.205		-0.348 ± 0.195		280.411	4.151	0.022
16	-1.794 ± 0.328	-0.73 ± 0.314				-0.026 ± 0.204	-0.357 ± 0.196		280.453	4.194	0.021
17	-1.795 ± 0.625	-0.7 ± 0.358	0.889 ± 0.525	-0.213 ± 0.181			-0.442 ± 0.212		281.602	5.343	0.012
18	-1.657 ± 0.358			-0.105 ± 0.165					281.692	5.433	0.011
19	-1.651 ± 0.347				-0.101 ± 0.178				281.773	5.513	0.011
20	-1.652 ± 0.349							-0.072 ± 0.183	281.939	5.68	0.01
21	-1.649 ± 0.355					-0.037 ± 0.188			282.06	5.801	0.01
22	-1.777 ± 0.599	-0.623 ± 0.343	0.813 ± 0.536				-0.473 ± 0.217	-0.143 ± 0.207	282.471	6.212	<0.01
23	-1.676 ± 0.823		1.267 ± 0.486	-0.203 ± 0.175			-0.413 ± 0.213		282.544	6.285	<0.01
24	-1.674 ± 0.804		1.242 ± 0.483				-0.475 ± 0.22	-0.22 ± 0.205	282.612	6.353	<0.01
25	-1.748 ± 0.512	-0.592 ± 0.325	0.504 ± 0.504	-0.202 ± 0.172					282.661	6.402	<0.01
26	-1.645 ± 0.673		0.854 ± 0.458	-0.192 ± 0.167					282.809	6.55	<0.01
27	-1.775 ± 0.565	-0.681 ± 0.354	0.701 ± 0.527		0.038 ± 0.217		-0.426 ± 0.21		282.94	6.68	<0.01
28	-1.772 ± 0.574	-0.665 ± 0.341	0.733 ± 0.531			0.028 ± 0.213	-0.428 ± 0.209		282.952	6.693	<0.01
29	-1.768 ± 0.373	-0.701 ± 0.317		-0.175 ± 0.171	0.161 ± 0.219				283.04	6.781	<0.01
30	-1.667 ± 0.764		1.136 ± 0.478		-0.159 ± 0.194		-0.433 ± 0.21		283.184	6.925	<0.01
31	-1.759 ± 0.353	-0.628 ± 0.303		-0.151 ± 0.168				0.02 ± 0.19	283.573	7.314	<0.01
32	-1.759 ± 0.351	-0.621 ± 0.3		-0.149 ± 0.172		-0.008 ± 0.204			283.583	7.324	<0.01
33	-1.67 ± 0.335				-0.156 ± 0.179		-0.259 ± 0.186		283.664	7.404	<0.01
34	-1.735 ± 0.458	-0.61 ± 0.315	0.309 ± 0.475		0.121 ± 0.211				283.685	7.425	<0.01
35	-1.807 ± 0.341	-0.791 ± 0.329		-0.143 ± 0.178	0.086 ± 0.215		-0.337 ± 0.198		283.848	7.589	<0.01
36	-1.807 ± 0.323	-0.745 ± 0.319		-0.116 ± 0.176			-0.364 ± 0.201	-0.075 ± 0.199	283.866	7.606	<0.01
37	-1.659 ± 0.768		1.121 ± 0.479			0.005 ± 0.211	-0.401 ± 0.21		283.87	7.611	<0.01
38	-1.73 ± 0.465	-0.566 ± 0.309	0.363 ± 0.512			0.076 ± 0.2			283.872	7.612	<0.01
39	-1.811 ± 0.334	-0.751 ± 0.32		-0.146 ± 0.182		-0.075 ± 0.218	-0.359 ± 0.2		283.887	7.628	<0.01
40	-1.672 ± 0.332						-0.259 ± 0.19	-0.136 ± 0.19	283.891	7.631	<0.01
41	-1.636 ± 0.609		0.7 ± 0.445					-0.076 ± 0.186	283.924	7.664	<0.01
42	-1.636 ± 0.599		0.676 ± 0.449		-0.067 ± 0.187				283.971	7.711	<0.01
43	-1.731 ± 0.446	-0.552 ± 0.307	0.309 ± 0.496					-0.009 ± 0.188	284.009	7.749	<0.01
44	-1.748 ± 0.359	-0.634 ± 0.299			0.138 ± 0.229			-0.059 ± 0.212	284.015	7.755	<0.01

45	-1.632 ± 0.626		0.727 ± 0.458			0.048 ± 0.198			284.043	7.783	<0.01
46	-1.746 ± 0.361	-0.642 ± 0.304			0.111 ± 0.209	0.036 ± 0.193			284.059	7.799	<0.01
47	-1.801 ± 0.327	-0.758 ± 0.319			0.106 ± 0.224		-0.371 ± 0.199	-0.137 ± 0.22	284.075	7.815	<0.01
48	-1.672 ± 0.348			-0.093 ± 0.171			-0.224 ± 0.186		284.142	7.883	<0.01
49	-1.668 ± 0.343					-0.085 ± 0.196	-0.243 ± 0.188		284.239	7.979	<0.01
50	-1.798 ± 0.32	-0.721 ± 0.313				-0.01 ± 0.207	-0.375 ± 0.2	-0.095 ± 0.198	284.297	8.038	<0.01
Averaged model	-1.738 ± 0.404	-0.658 ± 0.528	0.758 ± 0.552	-0.153 ± 0.054	0.043 ± 0.029	0.002 ± 0.032	-0.367 ± 0.192	-0.078 ± 0.038			

Table S6. Ranked set of best candidates terns at-sea observations model and average model. Corrected Akaike Information Criterion (AICc), measure of each model AIC relative to the best one (d) and Akaike Weight (w) are presented. Values are mean ± SD.

Model	INT	Chloa	SST	SLA	Bathy	DCol	SST_gra d	SLA_gra d	Bathy_gra d	AICc	d	w
1	1.43 ± 0.16				-0.83 ± 0.2	-0.98 ± 0.22			0.78 ± 0.23	278.18	0	0.4 8
2	1.44 ± 0.17	0.16 ± 0.16			-0.9 ± 0.22	-0.97 ± 0.22			0.78 ± 0.23	281.25	3.0 7	0.1
3	1.41 ± 0.16		0.14 ± 0.18		-0.85 ± 0.21	-0.94 ± 0.23			0.78 ± 0.24	281.65	3.4 7	0.0 9
4	1.42 ± 0.17				-0.83 ± 0.2	-0.98 ± 0.22		0.03 ± 0.16	0.79 ± 0.23	282.22	4.0 4	0.0 6
5	1.43 ± 0.16			0.01 ± 0.15	-0.83 ± 0.21	-0.98 ± 0.22			0.78 ± 0.23	282.25	4.0 7	0.0 6
6	1.43 ± 0.16				-0.83 ± 0.2	-0.98 ± 0.22	-0.01 ± 0.17		0.78 ± 0.24	282.26	4.0 8	0.0 6
7	1.43 ± 0.17	0.15 ± 0.17	0.11 ± 0.18		-0.91 ± 0.2	-0.93 ± 0.22			0.78 ± 0.24	284.97	6.7 9	0.0 2
8	1.44 ± 0.17	0.17 ± 0.17			-0.9 ± 0.22	-0.97 ± 0.22		0.06 ± 0.16	0.8 ± 0.24	285.19	7.0 1	0.0 1
9	1.44 ± 0.17	0.18 ± 0.17			-0.9 ± 0.22	-0.97 ± 0.22	-0.05 ± 0.17		0.8 ± 0.24	285.26	7.0 8	0.0 1
10	1.44 ± 0.17	0.17 ± 0.17		0.03 ± 0.15	-0.91 ± 0.22	-0.96 ± 0.21			0.78 ± 0.23	285.3	7.1 2	0.0 1
11	1.41 ± 0.17		0.13 ± 0.18		-0.85 ± 0.21	-0.94 ± 0.23		0.02 ± 0.16	0.78 ± 0.24	285.73	7.5 5	0.0 1
12	1.41 ± 0.16		0.14 ± 0.18		-0.85 ± 0.21	-0.94 ± 0.23	-0.01 ± 0.17		0.78 ± 0.25	285.74	7.5 6	0.0 1
Average d model	1.43 ± 0.16	0.16 ± 0.08	0.13 ± 0.09	0.01 ± 0.11	-0.84 ± 0.88	-0.97 ± 1.14	-0.01 ± 0.11	0.04 ± 0.09	0.78 ± 0.58			

Table S7. Ranked set of best candidates boobies at-sea observations model and average model. Corrected Akaike Information Criterion (AICc), measure of each

model AIC relative to the best one (d) and Akaike Weight (w) are presented. Values are mean  $\pm$  SD.

Model	INT	Chloa	SST	SLA	Bathy	DCol	SST_grad	SLA_grad	Bathy_grad	AICc	d	w
1	-2.27 $\pm$ 0.24		0.44 $\pm$ 0.2			-1.17 $\pm$ 0.32		-0.58 $\pm$ 0.25		235.94	0	0.1
2	-2.18 $\pm$ 0.22					-0.92 $\pm$ 0.26		-0.5 $\pm$ 0.24		236.46	0.51	0.07
3	-2.32 $\pm$ 0.25		0.45 $\pm$ 0.21			-1.24 $\pm$ 0.34	0.277 $\pm$ 0.17	-0.55 $\pm$ 0.25		237.53	1.59	0.04
4	-2.22 $\pm$ 0.23	0.37 $\pm$ 0.17				-1.26 $\pm$ 0.28				237.7	1.76	0.04
5	-2.31 $\pm$ 0.25	0.3 $\pm$ 0.19	0.41 $\pm$ 0.2			-1.3 $\pm$ 0.33		-0.52 $\pm$ 0.26		237.74	1.8	0.04
6	-2.23 $\pm$ 0.23	0.31 $\pm$ 0.18				-1.06 $\pm$ 0.28		-0.45 $\pm$ 0.25		237.85	1.9	0.04
7	-2.16 $\pm$ 0.23					-1.09 $\pm$ 0.27				237.89	1.94	0.04
8	-2.21 $\pm$ 0.23					-0.95 $\pm$ 0.26	0.28 $\pm$ 0.17	-0.48 $\pm$ 0.24		238.1	2.16	0.03
9	-2.31 $\pm$ 0.25		0.47 $\pm$ 0.21			-1.38 $\pm$ 0.37		-0.51 $\pm$ 0.26	0.29 $\pm$ 0.22	238.33	2.39	0.03
10	-2.27 $\pm$ 0.25		0.4 $\pm$ 0.21			-1.4 $\pm$ 0.34				238.36	2.42	0.03
11	-2.36 $\pm$ 0.26		0.43 $\pm$ 0.2		0.33 $\pm$ 0.27	-1.47 $\pm$ 0.43		-0.55 $\pm$ 0.26		238.46	2.52	0.03
12	-2.32 $\pm$ 0.25	0.38 $\pm$ 0.18	0.38 $\pm$ 0.21			-1.54 $\pm$ 0.35				238.47	2.53	0.03
13	-2.21 $\pm$ 0.23					-1.14 $\pm$ 0.27	0.309 $\pm$ 0.165			238.78	2.83	0.02
14	-2.26 $\pm$ 0.24				0.31 $\pm$ 0.25	-1.2 $\pm$ 0.37		-0.48 $\pm$ 0.24		238.87	2.93	0.02
15	-2.35 $\pm$ 0.26		0.47 $\pm$ 0.22			-1.67 $\pm$ 0.39			0.4 $\pm$ 0.21	239	3.06	0.02
16	-2.34 $\pm$ 0.26		0.41 $\pm$ 0.22			-1.49 $\pm$ 0.36	0.309 $\pm$ 0.162			239.13	3.19	0.02
17	-2.22 $\pm$ 0.28					-1.28 $\pm$ 0.32			0.37 $\pm$ 0.21	239.14	3.19	0.02
18	-2.2 $\pm$ 0.22					-1.05 $\pm$ 0.29		-0.46 $\pm$ 0.24	0.24 $\pm$ 0.21	239.23	3.29	0.02
19	-2.3 $\pm$ 0.29				0.43 $\pm$ 0.27	-1.48 $\pm$ 0.4				239.25	3.31	0.02
20	-2.4 $\pm$ 0.28		0.4 $\pm$ 0.21		0.44 $\pm$ 0.28	-1.81 $\pm$ 0.45				239.84	3.9	0.01
21	-2.25 $\pm$ 0.23	0.34 $\pm$ 0.17				-1.39 $\pm$ 0.31			0.29 $\pm$ 0.21	239.96	4.01	0.01
22	-2.27 $\pm$ 0.24		0.44 $\pm$ 0.21	-0.04 $\pm$ 0.2		-1.18 $\pm$ 0.32		-0.57 $\pm$ 0.25		239.99	4.05	0.01
23	-2.25 $\pm$ 0.24	0.31 $\pm$ 0.18				-1.27 $\pm$ 0.29	0.235 $\pm$ 0.175			240.09	4.15	0.01
24	-2.38 $\pm$ 0.26	0.33 $\pm$ 0.18	0.42 $\pm$ 0.22			-1.75 $\pm$ 0.39			0.34 $\pm$ 0.22	240.2	4.26	0.01
25	-2.35 $\pm$ 0.25	0.23 $\pm$ 0.2	0.42 $\pm$ 0.21			-1.33 $\pm$ 0.35	0.224 $\pm$ 0.177	-0.51 $\pm$ 0.26		240.33	4.39	0.01
26	-2.25 $\pm$ 0.23	0.25 $\pm$ 0.18				-1.07 $\pm$ 0.29	0.225 $\pm$ 0.178	-0.44 $\pm$ 0.25		240.44	4.49	0.01



27	-2.18 ± 0.22			0.04 ± 0.19		-0.92 ± 0.26		-0.5 ± 0.24		240.49	4.55	0.01
28	-2.35 ± 0.25	0.27 ± 0.19	0.44 ± 0.21			-1.46 ± 0.38		-0.47 ± 0.26	0.25 ± 0.22	240.55	4.61	0.01
29	-2.35 ± 0.26		0.47 ± 0.21			-1.39 ± 0.39	0.233 ± 0.17	-0.5 ± 0.26	0.22 ± 0.23	240.72	4.78	0.01
30	-2.39 ± 0.27		0.44 ± 0.21		0.26 ± 0.28	-1.48 ± 0.44	0.24 ± 0.173	-0.52 ± 0.26		240.73	4.79	0.01
31	-2.37 ± 0.26	0.31 ± 0.19	0.39 ± 0.21			-1.58 ± 0.36	0.235 ± 0.173			240.84	4.9	0.01
32	-2.24 ± 0.23	0.29 ± 0.18				-1.17 ± 0.31		-0.41 ± 0.25	0.22 ± 0.21	240.87	4.92	0.01
33	-2.29 ± 0.25	0.3 ± 0.18			0.26 ± 0.28	-1.47 ± 0.38				240.89	4.94	0.01
34	-2.28 ± 0.25				0.255 ± 0.25	-1.19 ± 0.38	0.246 ± 0.176	-0.46 ± 0.24		241.14	5.2	0.01
35	-2.31 ± 0.27				0.35 ± 0.28	-1.46 ± 0.4	0.264 ± 0.174			241.17	5.23	0.01
36	-2.39 ± 0.27		0.46 ± 0.22			-1.7 ± 0.4	0.24 ± 0.169		0.33 ± 0.22	241.18	5.24	0.01
37	-2.37 ± 0.27	0.24 ± 0.2	0.41 ± 0.2		0.23 ± 0.28	-1.48 ± 0.43		-0.51 ± 0.26		241.19	5.25	0.01
38	-2.28 ± 0.25	0.25 ± 0.19			0.21 ± 0.26	-1.24 ± 0.4		-0.44 ± 0.25		241.28	5.33	0.01
39	-2.24 ± 0.26					-1.28 ± 0.31	0.25 ± 0.18		0.29 ± 0.23	241.34	5.39	0.01
40	-2.23 ± 0.23					-1.05 ± 0.3	0.25 ± 0.18	-0.45 ± 0.24	0.19 ± 0.22	241.49	5.55	0.01
41	-2.44 ± 0.28		0.41 ± 0.22		0.37 ± 0.29	-1.81 ± 0.46	0.27 ± 0.17			241.59	5.64	0.01
42	-2.4 ± 0.28	0.3 ± 0.19	0.38 ± 0.21		0.29 ± 0.3	-1.78 ± 0.45				241.62	5.67	0.01
43	-2.32 ± 0.25		0.44 ± 0.21	0.02 ± 0.21		-1.24 ± 0.34	0.28 ± 0.17	-0.55 ± 0.25		241.62	5.68	0.01
44	-2.22 ± 0.23	0.37 ± 0.17		0.02 ± 0.19		-1.26 ± 0.28				241.77	5.82	0.01
45	-2.31 ± 0.25	0.3 ± 0.19	0.42 ± 0.2	-0.04 ± 0.21		-1.3 ± 0.33		-0.52 ± 0.26		241.79	5.85	0.01
46	-2.36 ± 0.27		0.45 ± 0.21		0.23 ± 0.29	-1.53 ± 0.44		-0.51 ± 0.26	0.21 ± 0.24	241.82	5.87	0.01
47	-2.16 ± 0.23			0.04 ± 0.19		-1.09 ± 0.27				241.91	5.96	0.01
48	-2.23 ± 0.23	0.31 ± 0.18		0.02 ± 0.2		-1.06 ± 0.28		-0.45 ± 0.25		241.92	5.97	0.01
49	-2.22 ± 0.23			0.1 ± 0.2		-0.96 ± 0.27	0.3 ± 0.17	-0.48 ± 0.24		241.94	5.99	0.01
50	-2.31 ± 0.31				0.31 ± 0.29	-1.51 ± 0.41			0.28 ± 0.24	242.05	6.1	0.01
51	-2.41 ± 0.28		0.45 ± 0.22		0.27 ± 0.31	-1.86 ± 0.46			0.32 ± 0.24	242.32	6.37	<0.01
52	-2.31 ± 0.25		0.48 ± 0.22	-0.06 ± 0.2		-1.38 ± 0.38		-0.51 ± 0.26	0.29 ± 0.22	242.33	6.39	<0.01
53	-2.27 ± 0.25		0.41 ± 0.22	-0.05 ± 0.2		-1.41 ± 0.34				242.36	6.42	<0.01
54	-2.26 ± 0.26				0.25 ± 0.27	-1.23 ± 0.38		-0.45 ± 0.25	0.17 ± 0.24	242.42	6.48	<0.01
55	-2.32 ± 0.25	0.38 ± 0.18	0.39 ± 0.21	-0.06 ± 0.2		-1.54 ± 0.35				242.47	6.53	<0.01
56	-2.36 ± 0.26		0.44 ± 0.21	-0.06 ± 0.2	0.34 ± 0.27	-1.48 ± 0.44		-0.54 ± 0.26		242.48	6.54	<0.01

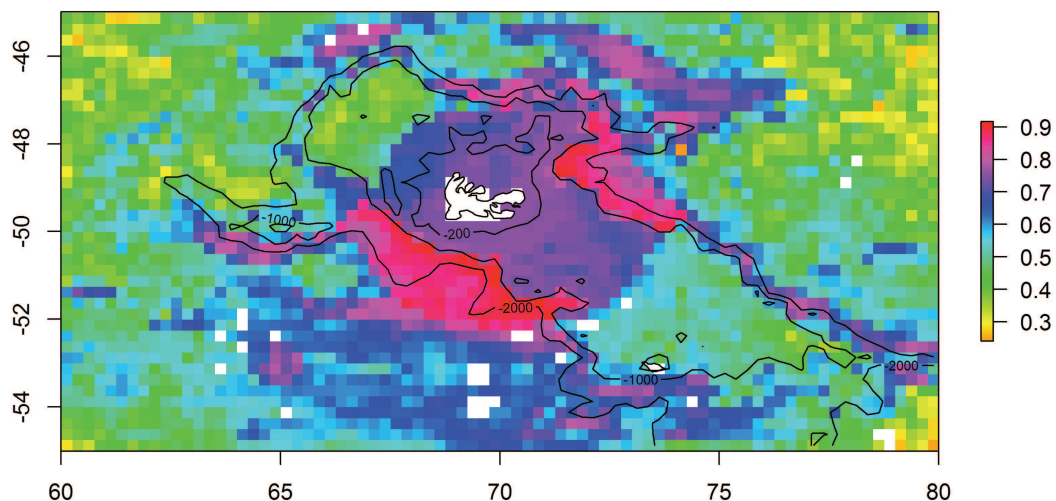
57	-2.22 ± 0.23			0.09 ± 0.19		-1.15 ± 0.27	0.32 ± 0.17			242.63	6.69	<0.01
58	-2.35 ± 0.26		0.49 ± 0.23	-0.08 ± 0.2		-1.69 ± 0.39			0.41 ± 0.21	242.9	6.96	<0.01
59	-2.26 ± 0.24			0.01 ± 0.19	0.31 ± 0.25	-1.2 ± 0.37		-0.48 ± 0.24		242.95	7	<0.01
60	-2.27 ± 0.24	0.29 ± 0.18				-1.38 ± 0.31	0.19 ± 0.18		0.25 ± 0.22	243.01	7.07	<0.01
61	-2.22 ± 0.28			-0.01 ± 0.2		-1.28 ± 0.32			0.37 ± 0.22	243.21	7.26	<0.01
62	-2.34 ± 0.26		0.42 ± 0.22	-0.01 ± 0.2		-1.49 ± 0.36	0.31 ± 0.16			243.21	7.27	<0.01
63	-2.31 ± 0.3			-0.03 ± 0.2	0.44 ± 0.27	-1.48 ± 0.41				243.3	7.36	<0.01
64	-2.2 ± 0.22			0.01 ± 0.2		-1.05 ± 0.29		-0.46 ± 0.24	0.24 ± 0.21	243.31	7.36	<0.01
65	-2.41 ± 0.27	0.28 ± 0.19	0.43 ± 0.22			-1.76 ± 0.4	0.18 ± 0.18		0.3 ± 0.23	243.36	7.42	<0.01
66	-2.31 ± 0.26	0.25 ± 0.19			0.22 ± 0.28	-1.45 ± 0.39	0.22 ± 0.18			243.55	7.61	<0.01
Average d model	-2.27 ± 0.24	0.32 ± 0.11	0.43 ± 0.19	-0.01 ± 0.01	0.32 ± 0.11	-1.27 ± 1.65	0.27 ± 0.08	-0.51 ± 0.3	0.3 ± 0.1			

Table S8. Ranked set of best candidates sub-surface predators at-sea observations model and average model. Corrected Akaike Information Criterion (AICc), measure of each model AIC relative to the best one (d) and Akaike Weight (w) are presented. Values are mean ± SD.

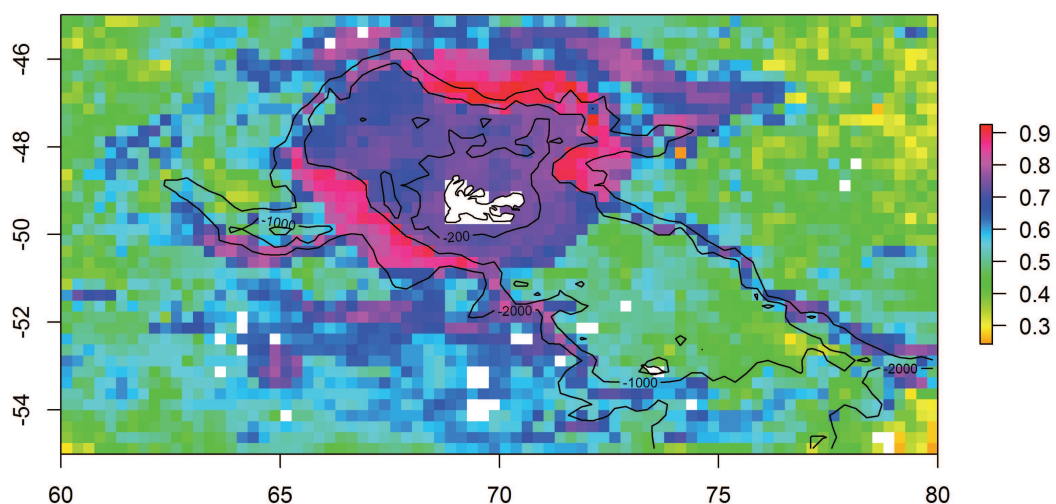
Model	INT	SST	SLA	Bathy	Chloa_grad	SST_grad	SLA_grad	Bathy_grad	AICc	d	w
1	-1.86 ± 0.18	0.56 ± 0.16					-0.56 ± 0.23	-0.42 ± 0.2	268.98	0	0.19
2	-1.81 ± 0.17	0.5 ± 0.16					-0.45 ± 0.22		270.26	1.29	0.10
3	-1.56 ± 0.17	0.42 ± 0.15							271.15	2.17	0.06
4	-1.78 ± 0.17	0.45 ± 0.15						-0.32 ± 0.19	272.1	3.12	0.04
5	-1.83 ± 0.18	0.53 ± 0.16				-0.25 ± 0.18	-0.48 ± 0.22		272.11	3.13	0.04
6	-1.87 ± 0.18	0.59 ± 0.16			0.16 ± 0.16		-0.57 ± 0.23	-0.47 ± 0.21	272.21	3.23	0.04
7	-1.86 ± 0.18	0.56 ± 0.16				-0.14 ± 0.19	-0.56 ± 0.23	-0.37 ± 0.21	272.51	3.53	0.03
8	-1.87 ± 0.31						-0.34 ± 0.22		272.63	3.65	0.03
9	-1.87 ± 0.18	0.56 ± 0.16		0.13 ± 0.2			-0.56 ± 0.23	-0.5 ± 0.24	272.64	3.66	0.03
10	-1.93 ± 0.33						-0.43 ± 0.23	-0.37 ± 0.2	272.76	3.78	0.03
11	-1.86 ± 0.18	0.58 ± 0.16	-0.1 ± 0.18				-0.55 ± 0.23	-0.42 ± 0.2	272.77	3.79	0.03
12	-1.86 ± 0.3							-0.28 ± 0.19	273.02	4.04	0.03

13	-1.85 ± 0.31					-0.24 ± 0.18			273.38	4.4	0.02
14	-1.77 ± 0.17	0.44 ± 0.15				-0.2 ± 0.17			273.69	4.71	0.02
15	-1.91 ± 0.33					-0.3 ± 0.19	-0.4 ± 0.223		273.76	4.78	0.02
16	-1.81 ± 0.17	0.52 ± 0.16		-0.1 ± 0.17			-0.46 ± 0.22		273.97	4.99	0.02
17	-1.81 ± 0.17	0.52 ± 0.16	-0.1 ± 0.17				-0.44 ± 0.22		274	5.02	0.02
18	-1.81 ± 0.17	0.51 ± 0.16			0.06 ± 0.16		-0.45 ± 0.22		274.2	5.22	0.01
19	-1.76 ± 0.17	0.45 ± 0.15	-0.11 ± 0.16						274.73	5.75	0.01
20	-1.76 ± 0.17	0.43 ± 0.15			0.06 ± 0.16				275.06	6.08	0.01
21	-1.76 ± 0.17	0.43 ± 0.15		-0.06 ± 0.17					275.09	6.11	0.01
22	-1.83 ± 0.3		-0.09 ± 0.17						275.17	6.19	0.01
23	-1.82 ± 0.3				0.04 ± 0.16				275.37	6.39	0.01
24	-1.84 ± 0.18	0.55 ± 0.16	-0.15 ± 0.17			-0.29 ± 0.19	-0.48 ± 0.22		275.41	6.43	0.01
25	-1.82 ± 0.3			0.01 ± 0.18					275.44	6.46	0.01
26	-1.79 ± 0.17	0.47 ± 0.15			0.14 ± 0.16			-0.36 ± 0.21	275.47	6.49	0.01
27	-1.94 ± 0.33					-0.21 ± 0.2	-0.46 ± 0.23	-0.29 ± 0.21	275.62	6.64	0.01
28	-1.79 ± 0.17	0.44 ± 0.15		0.15 ± 0.2				-0.41 ± 0.24	275.67	6.69	0.01
29	-1.87 ± 0.18	0.59 ± 0.16			0.16 ± 0.15	-0.15 ± 0.19	-0.58 ± 0.23	-0.41 ± 0.22	275.7	6.72	0.01
30	-1.79 ± 0.17	0.47 ± 0.16	-0.11 ± 0.16					-0.32 ± 0.19	275.73	6.75	0.01
31	-1.88 ± 0.18	0.62 ± 0.17	-0.13 ± 0.18		0.19 ± 0.16		-0.57 ± 0.23	-0.47 ± 0.21	275.75	6.78	0.01
32	-1.79 ± 0.17	0.45 ± 0.15				-0.11 ± 0.18		-0.27 ± 0.2	275.76	6.78	0.01
33	-1.83 ± 0.18	0.54 ± 0.16			0.09 ± 0.15	-0.27 ± 0.18	-0.48 ± 0.23		275.86	6.88	0.01
34	-1.96 ± 0.35			0.2 ± 0.21			-0.43 ± 0.23	-0.48 ± 0.25	275.97	6.99	0.01
35	-1.88 ± 0.32			0.22 ± 0.22				-0.42 ± 0.25	275.98	7.01	0.01
36	-1.87 ± 0.18	0.55 ± 0.16		0.15 ± 0.2		-0.16 ± 0.2	-0.57 ± 0.23	-0.45 ± 0.24	276.06	7.08	0.01
37	-1.87 ± 0.18	0.58 ± 0.16	-0.13 ± 0.18			-0.17 ± 0.2	-0.56 ± 0.23	-0.36 ± 0.21	276.11	7.13	0.01
38	-1.83 ± 0.18	0.53 ± 0.16		-0.03 ± 0.18		-0.25 ± 0.19	-0.48 ± 0.22		276.16	7.18	0.01
39	-1.86 ± 0.31					-0.17 ± 0.19		-0.21 ± 0.2	276.22	7.24	0.01
40	-1.87 ± 0.18	0.58 ± 0.16		0.05 ± 0.23	0.13 ± 0.18		-0.57 ± 0.23	-0.49 ± 0.24	276.25	7.27	0.01
41	-1.87 ± 0.18	0.57 ± 0.16	-0.1 ± 0.18	0.14 ± 0.2			-0.55 ± 0.23	-0.5 ± 0.24	276.39	7.41	0.01
42	-1.94 ± 0.33				0.1 ± 0.16		-0.43 ± 0.23	-0.4 ± 0.21	276.45	7.47	<0.01

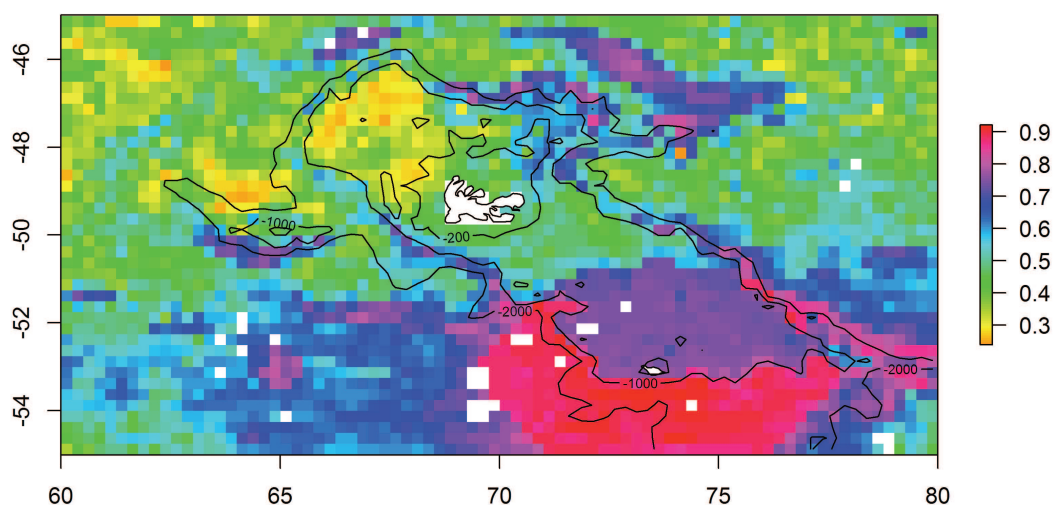
43	-1.88 ± 0.32		-0.09 ± 0.18				-0.34 ± 0.22		276.46	7.48	<0.01
44	-1.88 ± 0.33		-0.17 ± 0.18			-0.29 ± 0.19			276.54	7.56	<0.01
45	-1.87 ± 0.31			-0.03 ± 0.18			-0.34 ± 0.22		276.64	7.67	<0.01
46	-1.87 ± 0.31				0.03 ± 0.17		-0.34 ± 0.22		276.65	7.67	<0.01
47	-1.86 ± 0.31				0.11 ± 0.16			-0.31 ± 0.2	276.66	7.68	<0.01
48	-1.94 ± 0.34		-0.07 ± 0.18				-0.43 ± 0.23	-0.37 ± 0.2	276.68	7.7	<0.01
49	-1.95 ± 0.36		-0.2 ± 0.19			-0.36 ± 0.2	-0.42 ± 0.23		276.76	7.78	<0.01
50	-1.86 ± 0.31		-0.08 ± 0.17					-0.28 ± 0.2	276.88	7.9	<0.01
51	-1.78 ± 0.17	0.47 ± 0.157	-0.15 ± 0.16			-0.23 ± 0.18			276.9	7.92	<0.01
52	-1.85 ± 0.32				0.08 ± 0.16	-0.26 ± 0.18			277.17	8.19	<0.01
53	-1.86 ± 0.32			0.08 ± 0.19		-0.26 ± 0.19			277.22	8.25	<0.01
54	-1.82 ± 0.18	0.55 ± 0.17		-0.19 ± 0.2	0.16 ± 0.19		-0.47 ± 0.22		277.41	8.43	<0.01
55	-1.77 ± 0.17	0.45 ± 0.16			0.09 ± 0.15	-0.21 ± 0.17			277.42	8.44	<0.01
56	-1.92 ± 0.33				0.07 ± 0.16	-0.31 ± 0.19	-0.4 ± 0.22		277.64	8.66	<0.01
57	-1.77 ± 0.17	0.44 ± 0.15		0.01 ± 0.18		-0.2 ± 0.18			277.75	8.77	<0.01
Average d model	-1.84 ± 0.21	0.52 ± 0.27	-0.11 ± 0.04	0.06 ± 0.03	0.12 ± 0.03	-0.22 ± 0.08	-0.5 ± 0.31	-0.4 ± 0.22			



**Figure A1. Zones d'alimentation prédites pour les BBAL provenant de la colonie de Canyon des Sourcils Noirs. Les contours bathymétriques du plateau de Kerguelen sont représentés.**



**Figure A2. Zones d'alimentation prédites pour les BBAL provenant de la colonie de Cap Français. Les contours bathymétriques du plateau de Kerguelen sont représentés.**



**Figure A3. Zones d'alimentation prédites pour les BBAL provenant de la colonie de Heard Island. Les contours bathymétriques du plateau de Kerguelen sont représentés.**







## UTILISATION DES PREDATEURS SUPERIEURS POUR DETERMINER LES ZONES D'IMPORTANCE POUR LA BIODIVERSITE : COMPARAISON DE DIFFERENTES METHODES DE MISE EN EVIDENCE DE « HOTSPOTS »

**Résumé :** Les nombreuses menaces qui pèsent sur le milieu marin et les preuves d'une perte de biodiversité globale au cours des dernières décennies ont rendu indispensable la mise en place de mesures de conservation dans les années à venir. Au sein des Terres Australes et Antarctique Françaises (TAAF) en particulier, qui offrent une biodiversité exceptionnelle et sont le cadre d'activités anthropiques intensives à travers les grandes pêcheries industrielles, la délimitation d'Aires Marines Protégées (AMP) serait extrêmement bénéfique pour la conservation du milieu. Pour définir les zones d'importance pour la biodiversité, qui représenterait de bonnes candidates pour un statut d'AMP, l'utilisation des données de distribution de prédateurs supérieurs apparaît idéale. En effet, leur position dans le réseau trophique en fait de bons intégrateurs des niveaux inférieurs, et de plus, ils sont facilement observables lors des campagnes d'observations et offrent des facilités pour l'équipement de dispositifs téléométriques puisqu'ils reviennent régulièrement à terre pendant la période de reproduction. Grâce à l'analyse spatiale des données de distribution obtenues pour un grand nombre de prédateurs supérieurs au sein d'écosystèmes subantarctiques aussi bien qu'en milieu tropical et grâce au développement de modèles d'habitat, nous avons ici déterminés des 'hotspots' de biodiversité pour les prédateurs supérieurs des TAAFs. Ces travaux pourraient ainsi servir de base aux propositions de limites pour de potentielles futures AMPs.

**Mots-clés :** 'hotspot' de biodiversité, Terres Australes et Antarctiques Françaises, prédateurs marins supérieurs, télémetrie, observations en mer, modèles d'habitat, analyse spatiale, conservation, pêcheries

---

**Abstract:** The numerous threats that marine environment face, coupled with the evidence for a global biodiversity loss during last decades have lead to an increasing need for setting up conservation measures. Particularly, delimiting Marine Protected Areas (MPAs) within the French Southern Territories, which are home to an exceptional biodiversity and extensive human activities through industrial fisheries, would be extremely beneficial for species conservation. In order to identify areas of ecological significance for biodiversity, which could be good MPA candidates, the use of distribution data from top marine predators seems to be ideal. Thanks to their high position in trophic network, they are likely to integrate lowers trophic level species distribution. Moreover, they are easy to observe trough at-sea observation campaigns, and easy to equip with telemetric devices thank to their central place foraging that lead them to return regularly to their colony during breeding season. Here, we analyse distribution data and develop habitat models from several top predators species in both subantarctic and tropical regions to highlight biodiversity hotspots within the French Southern Territories. This work could thus be use as a basis to define potential boundaries for a future MPA.

**Keywords:** biodiversity hotspot, French Southern Territories, marine top predators, telemetry, at-sea observations, habitat modelling, spatial analysis, conservation, fisheries